FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SECHSUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 126. BAND)

DRITTES UND VIERTES (SCHLUSS-)HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 112 ABBILDUNGEN IM TEX

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1932

Flora. N. F. Band 26	Heft 3/4	S. 303—464, Jena, 25. 8. 1932

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
LLOYD, FRANCIS E., The range of structural and functional variety in the traps of Utricularia and Polypompholyx. With 16 figures in the text	303—328
HÜLSBRUCH, WALTER, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Dysophylla und einiger anderer Labiaten. Mit 19 Abbildungen im Text.	329—362
TROLL, WILHELM, Über den Bau der blühenden Sprosse von Streptopus Mich. Mit 6 Abbildungen im Text	363—370
TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen (IV—VII). IV. Brutkörper bildende Prothallien bei Antrophyum callaefolium Bl. Mit 6 Abbildungen im Text	371—379
V. Sproßbürtige Blattfiedern bei Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd. Mit 8 Abbildungen im Text	380—392
VI. Über die Blattbildung von Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. und Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. Mit 8 Abbildungen im Text	393—407
VII. Über die Heterophyllie von Lindsaya repens (Bory) Bedd. Mit 7 Abbildungen im Text	408—417
WEISS, GEORG, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung Veronica. Mit 42 Abbildungen im Text	418—464
Bandtitel und Inhalt.	

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Organographie der Pflanzen

insbesondere der

Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. **K. Goebel**

Professor an der Universität München

Dritte, umgearbeitete Auflage

Soeben erschien:

Dritter Teil:

Samenpflanzen

Erste Hälfte

Mit 437 Abbildungen im Text

S. 1379—1820 gr 8 1932 Rmk 24.—

Die zweite Hälfte des 3. Teiles wird Anfang 1933 erscheinen

Nachlaß von Prof. N. Malta
407
579

The range of structural and f in the traps of Utricularia and Polypompholyx.

By **Francis E. Lloyd,**
Macdonald Professor of Botany, Mc Gill University, Montreal.

With 16 figures in the text.

In a previous paper in this magazine (Lloyd, 1931) I gave a review of my studies of Utricularia gibba together with a report of the results derived from a study of twentyfour additional species. I there showed that in all the species examined there is adherence to the mechanical principle proposed in my particular study of U. gibba, to the effect that the articulation of the edge of the door with the threshold is such as to afford a trip mechanism, supplemented by a membrane situated in front of the door edge, rendering the whole watertight — a condition necessary to enable the trap (in the literature usually called the "bladder") to maintain a pressure of water within the lumen of the trap below that of the outside, that is, a "negative" pressure. In spite of this uniformity, however, the traps in question showed a great variety of structure, the trip mechanism not being identical structurally in all cases; and it is this fact which has furnished the urge to extend the examination to the whole genus and to its ally Polypompholyx, so far as material might be available. This became possible only through the courtesy of several correspondents and more particularly through my friend, Professor Karl Goebel, who, during the past summer turned over to me the use of the entire collection, preserved in fluid, which has accumulated during many years in his Institute. The material included several species collected by Professor Goebel himself forty-odd years ago, and which furnished him subjects of his writings on the group, together with many S. American species collected by v. Luetzelburg and by Kuhlmann. I take occasion to express to all who have thus helped me, my very great appreciation of their kindness. Their names will be found in appendix 1. I was also given the courtesy of the Botanical Institute of the University of Munich during six weeks of the past summer (1931), during which I examined all the available material and abstracted so much as was necessary for further work in my own laboratory. For all this I owe gratitude.

A word as to method. It is necessary to section the traps for study. This is somewhat difficult, especially with the small kinds. The difficulty was overcome as follows. A trap to be sectioned after preliminary hardening in fairly strong alcohol is placed on a slide, flooded with absolute alcohol and placed under a dissecting binocular, using transmitted light. A small triangle of paper, stiff or not according to the size of the trap, with the apex snipped off, is used to hold the trap in position for cutting, the left hand exerting such pressure on the paper as is necessary. The mouth of the trap is turned toward the right and toward the operator, otherwise the knife slips along the surface of the door and one cannot get a median longitudinal section. The knife (I use a Valet razor blade in the commercial holder, which furnished a desirably short handle) can now be made to pass through the sagittal plane, but to accomplish a sharp cut much shear must be used. Failures are of course inevitable but practice has its proverbial effect. The smaller the trap, of course, the more difficult, yet I have succeeded in making good sagittal sections of traps 0.3 mm. long. It has been found practically impossible to use paraffin, and old fashioned methods must be used. The traps are far too delicate to be handled in pith. The sections are mounted in weak glycerin, and clear on standing, so that they can, if desired, be photographed. I have found it most useful and necessary to make a photographic record, from which the diagrams herewith have been built up.

The total number of species which have come under inspection is now 75, making the number to be reported on here about 50. It will, however, be convenient to summarize the whole series at once, and so the appended list includes all the material examined. Thus it will be possible to make use of the categories already postulated and to add new ones. These categories of types are, it is to be understood, merely conveniences of verbal presentation, for the purposes of segregating the species described under their respective types as indicated by their traps.

U. orbiculata (L. 65).

Four collections have been studied. No. L. 33 came labelled incorrectly, U. caerulea Linn[1]) and L. 34, U. orbiculata Wall[2]), both

1) The structure of the door of U. caerulea is quite other than that of this species (L. 33), see Lloyd, 1931.

2) This plant is certainly not the same species as that collected by Goebel, which has an abundance of minute tubers, as described by him. No tubers were found on the Indian plant. The leaves are similar.

from Madras; L. 95, labelled U. striatula Sm. and the remainder of the material originally collected by Goebel in Ceylon and used as the basis of his studies published in the Buitenzorg Annales (Goebel, 1891). These species are very much alike, except possibly as to the flowers which, excepting those of U. orbiculata, I have not seen, but, while the traps display minor differences in the antennae, otherwise they are from our present point of view identical. The material, except that of U. striatula, was either badly preserved or too meagre in quantity to enable me to give a complete account of the peculiar structure of the trichomes on the door; fortunately that of U. striatula was abundant and very well preserved, and thus enabled me to present the following account.

The traps are about 1 mm. long and are orbicular to ovate in outline, lateral view. There is a somewhat narrow but massive overhang projecting above and beyond the entrance, carrying short thick antennae with more or less crowded, uniseriate trichomes, each bearing a globular glandular cell. The number and length of the trichomes vary according to the species.

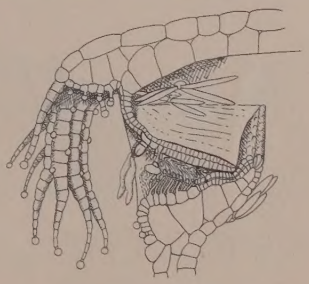

Fig. 1. U. orbiculata.

The threshold is of the wide type, similar to that in No. 5, U. Kirkii, or No. 1, U. capensis, but with a more pronounced transverse depression, affording a firm line of pressure for the door edge. This depression occurs well toward the inside edge of the inner threshold (fig. 1) and receives the very thick door edge, affording it an efficient surface of resistance. The outer cells of the inner threshold furnish an abundant velum but, in addition to this there is in these species a second, very ample velum, derived from the cuticles of the capital cells of the elongated, oblique-standing trichomes occupying the outer threshold. This feature appears at the moment to be unique, for, although the traps of U. Kirkii and U. capensis (Lloyd, 1931) have the same arrangement of trichomes similar in form and structure, I have been unable to find the same behavior. The appearance of the two vela is shown in fig. 2. The circular velum of the type represented by H. Hookeri (L. 105) arises from the trichomes of the outer threshold (see p. 13 beyond).

The door, as in U. capensis, has two transverse regions: the upper, thinner and strongly curved, and the lower, which here is very

thick and massive, with a thick investing outer wall. In the middle region, at the juncture of the upper and lower transverse zones, there is a cluster of trichomes. The small ones present no special characters, but set in their midst there are three (and only three) peculiar trichomes, two of which have a structure quite different from the third. The latter has a slender, tapering, basal stalk cell, the lower end of which is embedded by means of a broadened base in the outer rank of the cells composing the door (fig. 3). The middle, strongly cutinized cell is trapezoidal in form and supports an immense capital cell obliquely prolate in form. This large cell stands, when the position of the door is normal, just outside the tops of the trichomes occupying the outer threshold. The lumen of this capital cell is occupied by mucilage, the protoplasm having in maturity collapsed. This trichome stands in the exact midline of the door, at the limit of the lower thickened region.

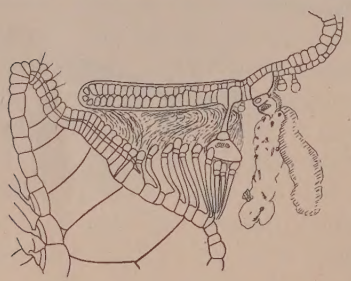

Fig. 2. U. orbiculata vel striatula.

The other two of these three trichomes have a most peculiar form when in the definitive condition. They stand on either side of the midline of the door forming, with the third trichome, an equilateral triangle, the latter being at the apex which points toward the door edge. Their appearance when they first strike the eye is as shown in fig. 1. Here one sees a very large basal cell embedded in the outer course of the door, its lateral view being trapezoidal, with curved walls. This is topped by the mid cell which again is unusually large, supporting apparently an approximately spherical thick-walled cell with a hood of thick cutical on one side only, this side being always the inwardly facing one. The protoplast of this cell, as of the others, is always shrunken in the final condition. This is all I could see in the material aside from that of U. striatula, in which I had plenty of young traps. In a series of these, the smallest of which was 0.4 mm. long, I was able to trace the genesis and development of these very peculiar trichomes, set forth in fig. 3, in the order of the numbering. Without prolonging description, it will be seen that the capital cell develops within it a mass of cellulose mucilage on one side instead of symmetrically, the cuticle being thinned to accommodate it and the protoplast dying and shrinking. A zone of mucilage remains surrounding the defunct protoplasm, the greater outer zone finally bursting its

confining cuticle and straightening out but remaining attached to the lip of unthinned cuticle on the one side which did not suffer extension. A similar but much smaller lip of cuticle can be seen on the other side of the trichome. These two lips are in reality merely the profiles of a ring of cuticle left after the breaking away of the thin, highly stretched portion. This takes the form of a cowl (8, fig. 3) and we may speak, therefore, of the "cowl trichome". The final, undamaged appearance of the whole trichome should be always as in 7 of fig. 3 the broken-out, sausage-shaped mass of mucilage depending from the cuticular lip. Since two of these trichomes occur side by side, two such masses hang or project across front of the entrance (figs. 1 and 2). They are very diaphanous but are rendered readily visible by fragments of soil, etc. which adhere to the viscid surface. In course of time they become disorganized and disappear, and in any event they easily escape observation.

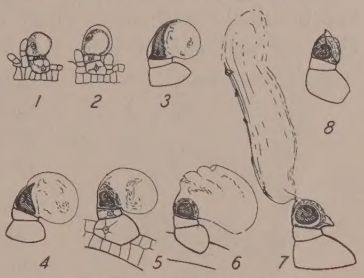

Fig. 3. U. orbiculata vel striatula, Development of the cowl trichome.

The charakter of the door and threshold in the above species are so very distinct that we are justified in constituting a category to embrace them, using U. orbiculata as the type.

U. nana (L. 46).

The material examined was collected by Goebel in S. America in 1913. It is a small plant with slightly spatulate leaves, similar to U. capensis. The traps (0.8 mm. long) are totally devoid of appendages and have the outward form and appearance of those of U. cornuta, so much so as to completely deceive the observer. The outer surface is studded with sessile globose glands, as usual and precisely as in U. cornuta. It resembles superficially also the "undetermined species" referred to by Luetzelburg [1910, p. 186[1])] but is quite different in the structure of the door, though that of the threshold is similar. In this comparison I disregard the projecting cylindrical (instead

1) Luetzelburg associates U. cornuta with U. orbiculata and U. emarginata Benj. and with two species which remain unnamed by him, one of which he figured (figs. 19, 20, l. c.). The latter is clearly distinct from U. cornuta and this is equally clearly distinct from U. orbiculata.

of globose) glands of the "undetermined species" which do not occur in U. nana.

As in U. cornuta, there is a pronounced overhang of the wall over the entrance. The door springs from the forward edge of this overhang, which curves backward. The form of the door recalls that of such species as U. longifolia but is not, like these, sharply specialized into areas. Indeed, the thickness of the door is nearly the same everywhere. It is only the curvature which gives it the resemblance noted. There is a scanty clothing of sessile, globose and clavate trichomes, but the notable feature of this species is the occurrence of two bristlelike trichomes. These two, and only two, trichomes are placed close to and one on each side of the midline about one-fourth of the depth of the door from its lower edge, that is, in approximately the same position as occur the tripping hairs in U. gibba, U. reniformis, etc., but they differ from those in being straight instead of curved. They more obviously conform to the three celled types of trichome in having a short mid-cell, the capital cell being long and tapering. The basal cell is constricted just above its insertion in the outer course of door cells. It is a natural assumption that these bristle hairs should function just as those in U. gibba, but they appear too weak and ill-adapted in position for this (fig. 4).

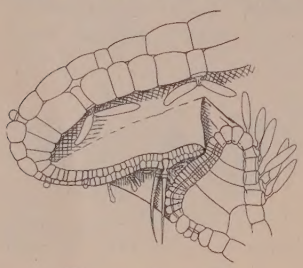

Fig. 4. U. nana.

The threshold is of dimensions intermediate between U. gibba and U. cornuta and is like that of U. Kirkii and U. capensis in being furnished with a transverse depression in the pavement epithelium just within the inner edge of the threshold. This does not have the slender, inreaching character of this structure in U. Kirkii, but is rather stockier. An abundant velum is present. On its infacing surface there is an armature of single "absorptive" hairs. On the rest of the inner surface of the trap they are bifid.

U. nana is, in the light of the above, a distinct type. It is, as above stated, only superficially similar to U. viscosa as held by Merl, if this species is identical with that figured by Luetzelburg (l. c., p. 186).

U. puberula (L. 48).

This plant was collected by Luetzelburg in Brazil. The trap has a form almost identical with that of U. Kirkii and, in common

with this has a disposition of glandular trichomes in about ten files leading to the entrance and forming a funnelshaped approach thereto, well illustrated by Merl (1915, fig. 22). His figure is slightly incorrect, as it suggests that the series of trichomes extending toward the entrance along the under surface of the rostrum or overhang are continuous with those of the door. This is not the case (fig. 5).

The door has a form nearly identical with that of U. capensis (L. 1) and of U. Welwitschii (L. 5), (which is probably identical, or, at least, very closely related to the plant called tentatively U. firmula by Merl, and the trap of which he figured in his figure 27, 1915. Both are African) but differs in the absence of the kriss trichome. The middle transverse zone between the curved upper and thick stiff lower moieties of the door is in this plant occupied by a transverse row of a few large sub-globose glands (with a single capital cell, slightly irregular en face) (fig. 5) a minute and apparently negligible, butreally very surprising difference.

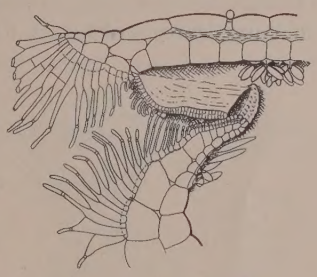

Fig. 5. U. puberula.

This plant naturally associates with those of the category typified by U. capensis, but in contemplating the group, as a whole, the strange differences in the door structures must not be overlooked.

U. Welwitschii (L. 4) and U. capensis (L. 1).

The trap described briefly by Merl (1915, p. 176) may belong to U. firmula Welw. as he suggests, or to Welwitschii. It is impossible to decide this from a mere inspection of the trap alone. I may point out, however, that Merl's description of the trap as "pear shaped" is incorrect, since it is this only when in a condition of complete relaxation after lying in such a preservative as formalin or weak alcohol. As in most, if not all, species of Utricularia, the sides of the living trap are more or less concave, resulting from "negative" water pressure within the trap, which is so similar to that of U. capensis, which I have studied alive, that there can be no doubt on this point.

I have mentioned U. Welwitschii in my previous paper (1931) as being so nearly like U. capensis that I passed it over with a mere mention of the fact. It is, however, sufficiently individualistic as to deserve more particular mention, which I now offer.

Stapf (1906) described the trap as having the "upper lip ovate, with 4—5 short rigid hairs, lower lip a naked rim". While serving taxonomic purposes, the description takes inadequate account of the morphology of the trap, which has rows of trichomes converging on the entrance as in U. capensis, with the difference only that in Welwitschii they are very small, as seen in fig. 6. The only conspicuous trichomes are those, 5—7 in number, which radiate from the edge of the overhang or "upper lip", not merely "4—5", though occasionally there may be a smaller number, usually accidentally.

The trap measures 0.6 mm. in length, but occasional ones measuring 0.8 mm. occur, usually on stolons, a diversity of size met with elsewhere in other species, notably U. diploglossa. It is a reasonable supposition that this represents a condition of dimorphism which in still other species is carried out much further, as elsewhere in this paper I have pointed out.

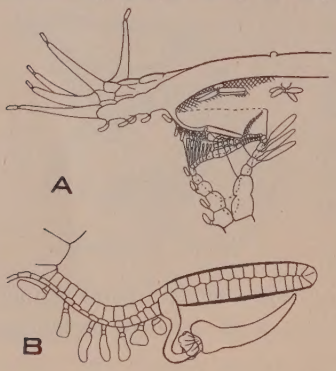

Fig. 6. U. Welwitschii. A Sagittal section through the entrance; B the door more amplified.

In my earlier paper I described the kriss trichome as lying with its point directed toward the interior of the trap, and supposed this to be the constant and proper position. I later grew skeptical of this and have found that, both in U. Welwitschii and in U. capensis, in mature traps, the kriss trichome lies as often directed forwards as backwards. But it must be remembered that these observations have been made on preserved material. Those made by me on living U. capensis at Capetown led me to my belief that the kriss trichome lies normally directed inward. An examination of young developing traps shows that the kriss trichome during its development is always directed backward toward the interior of the trap. In a trap 0.45 mm. long it has not assumed its definitive form and has much the shape of a dog's head. By the time the trap is 0.6 mm. long its final form has been achieved. And this position is necessitated by the fact that the forward part of the door presses its trichomes against the trichomes of the threshold, so that a forward-looking position of the kriss trichome is impossible. Whatever we may say as to the function of the kriss trichome, its primary position is with its point directed toward the interior of the trap. It is equally certain that it may become displaced

rom its original position and one may ask if this too is not normal, to which there is no answer at the moment.

U. longeciliata (L. 73).

Material collected by Kuhlmann in S. America. This peculiar little plant has been described by Merl (l. c.). Its chief peculiarity is in the form and structure of the trap which, as Merl says, has a small horn-like projection extending forward from above the entrance, and two similar but much larger horns extending laterally from a rather large rostrum below the entrance. The trap is very small, only 0.3 mm. long, and very difficult to examine satisfactorily. The door has the general form of that of U. puberula above, but is smaller and relatively thicker. At the upper limit of the thicker lower zone there is to be found a single, very slender trichome, consisting of a long cylindrical basal cell with little mechanical strength, a small mid-cell and a slender oval capital cell (fig. 7). In view of the thickness of the door and the slenderness of the single trichome, it seems impossible to attach any functional importance to the latter. The lower edge of the door rests against the inner margin of the threshold, which is flat, save that the innermost course of pavement epithelial cells project to offer resistance to the door edge. There is a velum. The armature of trichomes on the inner surface of the trap consists of only six trichomes, four bifids below the edge of the threshold and two quadrifids above the door (Merl, l. c.).

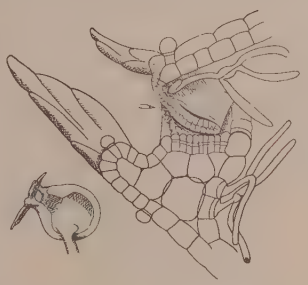

Fig. 7. U. longeciliata.

Although Merl saw the single trichome, on the strength of which he referred this trap to the "borstentragenden Typ" (U. gibba, etc.), I am inclined to differ with him on this point, since these various curious trichomes in this and other species have nothing but the fundamental structure in common. It is indeed a unique type as regards its trap structure.

U. Lloydii Merl in MS. (L. 77).

This is a small plant with ligulate leaves, which grows in a substrate, sending up scapes, each with a single flower, about 45 to 50 mm. long, with small yellow flowers. It was collected by J. Geraldo on Rio Branco and sent to Munich by Kulhmann.

It has two kinds of traps (1 mm., or less, long, exclusive of antennae), scarcely distinguishable by their general shape but differing in the character of the clothing of trichomes, the length of the antennae and in the door, particularly as to its armature of trichomes. The general shape of these traps viewed laterally, is similar to that of U. reniformis (Lloyd, 1931, fig. 3) but modified by the presence of a curved, ramp-like ridge, extending from the short petiole to the threshold. Slight differences in the form of the ramp signalize the two kinds of traps (fig. 8a, b). The antennae of one of the traps are rather long and are curved downward and backward; this kind occurs usually on the leaves; those of the other are short and extend obliquely without downward curvature. The ramp and antennae of the former bear rather large sessile globose glands, while the latter, which occur on the stolons, have long-stalked trichomes with elongated capital cells. The door of the leaf trap has comparatively few clavate trichomes with elongated end cells and has in addition a single bristle-like trichome with a peculiarly-formed basal cell with a hinge-like curvature, reminding one of the "hinge" along the outer upper curvature of stomatal guard cells (fig. 8), buttressed by a cell of the outer epidermis of the door in such a fashion as to support, spring-like, the hinged basal cell of the trichome itself. This bristle-like trichome does not occur on the door of the stolon traps, which, however, is clothed with many more and longer trichomes of the elongated type (fig. 8c, d). The structure of the door itself is, however, the same in both and is identical with that of the door of U. nana (fig. 4) in not having highly specialized regions though having the curvatures characteristic of U. gibba, U. reniformis etc. The threshold

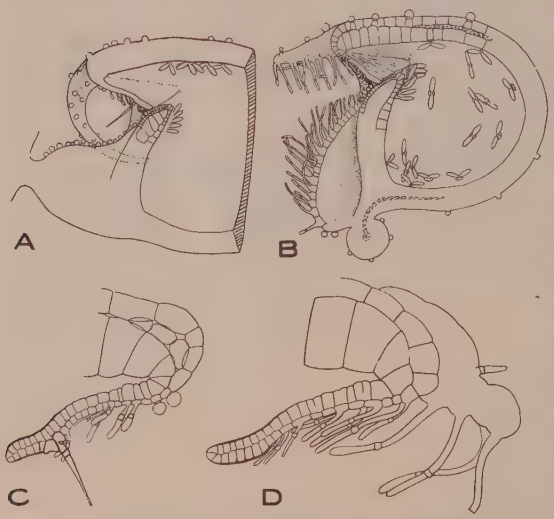

Fig. 8. A Leaf trap; B stolon trap; C door of leaf trap; D door of stolon trap.

faces outwardly as in U. reniformis, thus affording the door edge its emplacement against the pavement epithelium. There is a velum.

U. lateriflora (L. 83).

The material was collected by L. Rodway in Tasmania and a very small fragment — all he had — was transmitted to me by Dr. Merl. The only published illustration of the trap is that by Kamienski, but the drawing is but a rough approximation. The trap (0.6 mm. long) is characterized by having the rostrum above the entrance drawn out into a huge, downwardly curving horn, while, on each side of the entrance, just below the level of the threshold, there is a transverse comb of seven thickstalked glandular trichomes spread fan-wise and gradually decreasing in size toward the outside. The door is like that of U. Gibbseae (Lloyd, 1931, fig. 10) consisting of a curved upper moiety and a thickened lower, and has by way of trichomes only a patch of sessile globose glands on the face of the upper curved region. The door edge rests against the uptilted inner half of the threshold (fig. 9), which is rather like that of U. nana (fig. 4) but with the surface for the impingement of the door edge somewhat further forward. There is a velum.

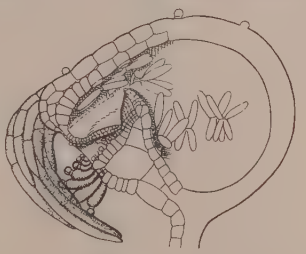

Fig. 9. U. lateriflora.

The armature of the inner surface of the trap consists of twelve relatively large quadrifid trichomes; on the inner face of the threshold there are a few bifids; and, just within its inner edge, single trichomes.

The singularity of the appearance of this trap rests on the unique character of the lateral combs and the downwardly projecting horn. On other counts it allies itself with the type U. cornuta, but is entitled to be regarded as unique.

U. albina (L. 84).

This plant came from Singapore, collected by Mr R. E. Holttum. It is evidently one of a group of species of which U. Warburgi Goeb. (Ningpo, China) and U. rosea were discussed by Goebel (1891). They have in common a blade-like projection extending forward from the rostrum, its major plane lying in the sagittal plane of the trap. This projection, which reaches its greatest length in U. albina, is really a much elongated sector of the funnel-shaped approach to the entrance (fig. 9b).

There are in U. albina two sorts of traps; a large one with a long, curved and somewhat hooked projection, and a small one with a much shorter, downwardly, strongly curved projection (fig. 10a). Their relative sizes are indicated in the figure (10b). Their occurrence on the plant does not seem to follow any rule. A small trap will occur on a stolon between two large traps. The small trap looks at first glance as if it were merely a young and undeveloped one, but this is not the case. We can say only that this is an idiosyncracy.

The structure of the door and threshold is the same as in U. capensis, save that the only trichomes on the outer door surface are a group of inwardly hooked, short ones, forming a tuft in the

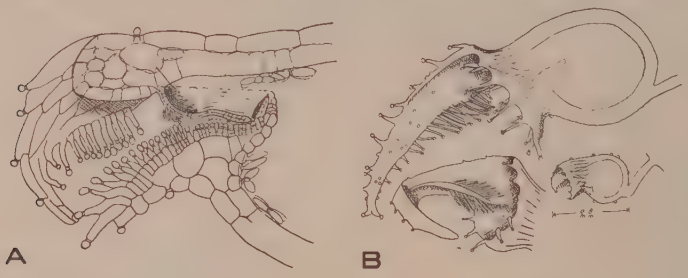

Fig. 10. U. albina. A Entrance of small trap; B Large trap and small trap represented on the same scale, and the under-view of the proboscis-like projection.

middle of the upper curved region. There is no other such peculiar trichome as the kriss trichome of U. capensis.

U. albina conforms to the type of U. capensis.

U. resupinata (L. 90).

An abundant collection of well-preserved material was sent to me by Dr. J. H. Ehlers, from Michigan. It is a "land form" growing with its stolons creeping in the soil ("marly bottoms") of shallow bays. The leaves are terete and bear traps as also the stolons.

The traps of this species are very close to those of U. vulgaris, but have stouter walls and the doors are much less delicate in structure if not in action, and approaches that of U. reniformis in structure. The threshold is evenly convex, offering a resistant line for the door edge near its middle, and has an abundant velum. There is, however, no outer threshold, as in U. vulgaris, so that in this the likeness is rather to U. reniformis. Indeed, U. resupinata may be regarded structurally as intermediate between the U. vulgaris type and that of U. reniformis, differing from the latter, however, in that the

threshold does not face outwardly, or at least has only a very slight tilt in this sense.

This species shows a slight but quite evident tendency toward dimorphism of the traps. Those borne on the leaves surrounded by water have richly branching antennae with two or three long bristles extending from the cheeks of the trap below the entrance, very much as in U. vulgaris, whereas those on the stolons and other parts below the surface of the substratum possess much simpler antennae, lack the cheek bristles and are smaller by one-third (linear dimensions) (fig. 11).

The suggestion seems cogent that the natural alliance of U. resupinata is with the floating forms and it could be argued that it is a primitive form, or rather, represents a primitive condition, transitional between true land forms, ancestors of the present genus, and the present, highly specialized freely floating water forms.

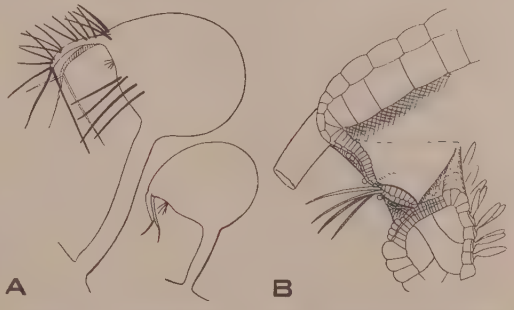

Fig. 11. U. resupinata. A Leaf (left) and stolon traps B entrance.

Of the species examined, the following have a trap structure practically identical with that of U. resupinata: U. pusilla Vahl. (L. 49), (traps 0.6 to 1.1 mm. long), with shorter and thicker antennae with more crowded trichomes; L. 72, collected by Kulhmann (929) in Brazil, a delicate species with thick, ligulate leaves and long capillary scapes; and U. subulata forma cleistogama (L. 91), which has short, strongly curved antennae with short, stiff trichomes, its traps 0.35 to 0.7 mm. long, with ong quadrifids and its leaves short and spatulate.

I use U. resupinata as typical of a category of species which stand intermediate between U. vulgaris and U. reniformis in regard to the structure of the trap.

U. neottioides (L. 54).

An abundance of material collected by Kulhmann in Brazil enables me to get a clear picture of the trap, which, because of the very peculiar character of the plant as a whole might be expected to show similarly striking peculiarities. This, however, is not the case.

Luetzelburg has given us a full account of the species, together with one he called U. Herzogii Luetz., which seems of doubtful validity, though this question need not be considered here, since in any event the two are, if not identical, very much alike. The plant grows attached to firm surfaces (rocks, stones, etc.) in running streams and has much about it to recall the peculiar genus Podostemon, especially the algal-like creeping holdfast of knarled stolons from which arises a strong scape bearing the linear forked leaves and whorls of traps. Luetzelburg gives a drawing of the trap split longitudinally, showing well the general character but being inexact in regard to the door structure and different as to certain details, namely, the form of the "absorbing" trichomes inside the trap and of the trichomes lining the walls of the entrance. In my material, labelled "U. neottioides St. Hil. Serra das Almas, 1800 m. 13 VII 13", collected by Kulhmann, the quadrifid trichomes of the interior have long slender arms and are reflexed, as in U. vulgaris (fig. 12), agreeing in form with the bifids on the inner surface of the threshold, correctly represented by Luetzelburg. The trichomes of the threshold are represented by him as rather long and curved, while in my material they are shorter, though somewhat elongated. To be sure, Luetzelburg's drawing was made from the material he calls U. Herzogii, but it seems doubtful that the quadrifids have, even in this species (if a distinct species it is), the form given them by him.

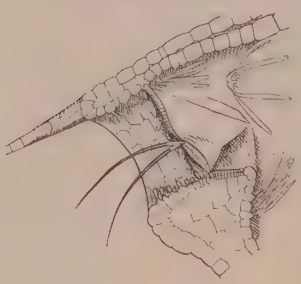

Fig. 12. U. neottioides.

The door in U. neottioides is quite of the kind common to U. gibba and U. vulgaris, showing, however, characteristic peculiarities of form. The upper part of the door is thin and has the slight double curvatures, inward above and outward below (fig. 11), to the thin part which forms the central hinge with the broad, thickened weal, which is broader than in any other species. Four to six tripping bristles are attached to the middle upper edge of this weal. The threshold is broad, the pavement epithelium being compact and affording abundant velum and occupying somewhat less than half the width of the threshold. The outer threshold is as broad as the overhang, making a rather deep outer entrance, the wall of which on its inner face bears regularly placed trichomes with somewhat elongated capital cells.

The antennae are rather short, point straight forward and are single or bear one or two bristle-like branches.

In general form the trap is oval, with the stalk at the opposite end from the door, instead of in some intermediate oblique position as is usual, as shown in Luetzelburg's figures (l. c.).

The cells of the trap are evidently rich in tannin and the preserved material is dark brown in colour.

It is quite evident that this trap should be referred to the category of U. gibba. The alliance of the plant as a whole, with its linear forked leaves, is with the floating forms, secondarily adapted to its environment of moving water by the attached creeping hapterial stolons.

U. Hookeri (L. 103)

together with U. volubilis, U. dichotoma, U. monanthos, U. violacea, U. Menziesii, all from Australia and/or New Zealand,

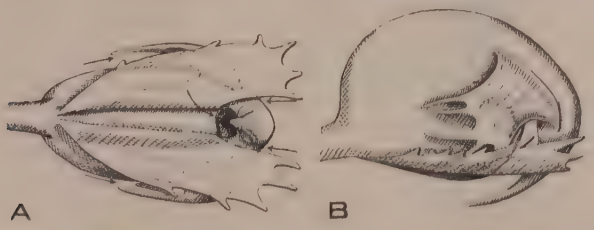

Fig. 13. U. Menziesii.

and all agree in regard to the structure of the door and threshold. They all have traps provided with usually wide membranous wing-like appendages, as described by Luetzelburg and by Merl, of which there are two pairs — one pair attached along the lower edge of the trap between the stalk and the entrance, the other on the sides of the trap, well forward above the entrance and curved downwards parallel to the cheeks of the trap (fig. 13). In addition, the tissue above the entrance is prolonged into a more or less elongated horn overhanging the entrance. In U. volubilis and U. violacea these appendages are deeply incised and appear therefore much more complex than in the other species. The relative position and curvatures of these wings, when large enough, are such as to form two approaches (fig. 13) to the entrance on each side of the trap (Luetzelburg, Merl). Dimorphism occurs in U. volubilis (Merl) and in U. Hookeri. The traps are of two sizes and of different appearance, due especially to the sup-

pression of appendages in the smaller traps, which are raised on long stalks above the substratum. Good general accounts of some of these species, whose observations I have verified, have been published by Luetzelburg and by Merl. None of these accounts, however, gives adequate details concerning the door mechanism which, in all the above-mentioned species, is as follows.

The entrance is, for the size of the trap, rather small and nearly or quite circular. It leads to a deep threshold studded on all sides with sessile trichomes and has at its outer limits an abundant circular velum of many loose membranes, in the form of a diaphragm with a small central aperture (fig. 14). The origin of these membranes from the cuticles of the capital cells of the trichomes of the threshold as

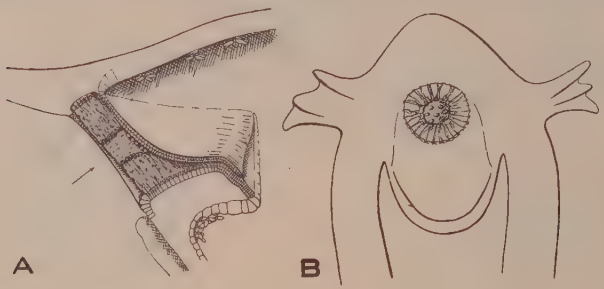

Fig. 14. U. Hookeri. A entrance; B entrance from in front.

in μ. orbiculata is very clear. The density of the velum is so great that on inspecting an entire trap and looking into the entrance, all one can see is a small round hole leading to the door.

The threshold is peculiar in consisting of two areas, a greater inner and a lesser outer, the planes of which lie at about 80° with each other but, contrary to the other species which have been described, the inner part of the threshold faces the interior of the trap and so can offer no surface of resistance for the door edge, in the sense of U. gibba, etc. A consideration of figure 14 will make this clear. Here there is no place for the door edge to rest so as to enable it to offer resistance to the water pressure against it from the outside, resulting from the decreased internal pressure. If there is any such resistance, it must be procured merely by the character of the door itself, that is, by the mechanical conditions procured by its curvatures. The door is uniform in structure, having no distinctly specialized areas, thicker or thinner, such as we have seen in other species. The major

upper portion of the door is curved convexly outwardly and is clothed with a thick outer wall with very thin cuticle. The middle zone bears a group of sessile glandular trichomes, while a few smaller ones also occur near the inner limit. The inner portion of the door is structurally the same as the outer, but is thinner and is sharply bent so as to lie parallel to the inner threshold. In the living trap it must be supposed that this inner part of the door lies firmly against the inner threshold, as I have represented it in figs. 14 and 15a. It is quite possible to believe that merely the mechanical properties of the door, abetted by the velum, would serve to resist the outer water pressure to a measurable extent; and it seems evident that the mechanical device which enables the door so to act is the transverse bend, which would impart a high degree of rigidity which could be overcome within assumed limits, viz. by longitudinal buckling which, in crossing the transverse bend, would cause a sudden reversal of it and so afford a snap action (fig. 15). The upsetting of an unstable equilibrium thus set up would follow if the upper part of the door were inwardly buckled at the point opposite the opening in the velum by the sudden pressure of some small animal form.

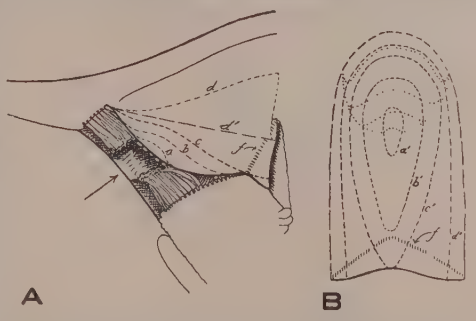

Fig. 15. Diagrams to show the flexures in the door during opening. For explanation see text.

I have attempted in fig. 15a and b to visualize the curvatures assumed by changes in shape following the initial buckling (curve *a*) Fig. 15a presents the profiles of these curves and 15b the same curves as they would be seen when facing the door. Profile *a* corresponds to peripheral curve *a'*, etc. The line of fold is indicated at *f*. It is at the moment curve *c'* crosses the fold that the curvature seen in profile *c* is assumed. The curves represented by dotted lines in fig. 15b are to represent approximately the form of the transverse sections of the door corresponding to curves *a'*—*d'*.

That these traps are efficient there is no doubt, in view of the number of prey of the usual kinds, which are to be found in all stages of disintegration. In one instance I noted the bodies, or fragments, of ten or a dozen small crustaceans, arachnids, etc. Whether the low glands,

of which there are two groups — one, the larger, on the middle of the bulging upper part, and one smaller, just above the bend of the door, figured by Luetzelburg, play a part, one cannot say. The upper group of curiously irregularly-shaped "biscuit" trichomes might be regarded as a point of attraction and to receive the impact of moving animals, and we note their emplacement opposite the opening of the velum as favouring this view.

This group of interesting species represents, therefore, a pronounced departure from the more general type of door structure and correlated behaviour in that the snap action of the door is due to a transverse fold which gives way suddenly when crossed by the longitudinal buckling following impact by a small animal, and in the presence of a circular velum which renders the door watertight and, probably, at the same time assists in enabling the door to resist a higher water pressure than it otherwise could do. I subsume these species under a separate category typified by U. Hookeri. For a figure of the similar U. Menziesii see Goebel's „Organographie der Pflanzen", third edition, part 1, p. 128, reproduced also in Luetzelburg's paper of 1910.

U. purpurea (L. 68).

This species, together with the others listed in appendix 2 under the type 'purpurea', has been examined and found to accord in all essential points of structure of door and threshold with my description of U. elephas, (which may rather be U. cucullata fide Merl) (Lloyd, 1931, p. 268, figs. 5, 6).

Polypompholyx (L. 53).

There has been at my disposal material of P. multifida, collected by Goebel in Australia and of P. tenella, sent to me by Professor J. S. Wood. A very full description of P. multifida has been given by Lang (1901). So similar are these two species that Lang remarked that tenella is, as it were, a miniature form of multifida. Such differences as concern us here will be noted beyond. They are not great. Polypompholyx has no stolons and consists of a single protocorm arising from the seed, from the flanks of which arise numerous root-like anchoring members, among which occur many long stalked traps, the whole crowned by a rosette of short, spatulate leaves. There is usually a single scape 5 (tenella) to 10 cm. tall. They are very small plants, conspicuous for bearing two kinds of traps: large, found at or near the surface of the substrate and small, found buried below

the surface (Lang). In size they stand in the ratio of 3:1, linear dimensions, the large trap being 4 to 5 mm. long over all, really a large structure and impressively massive, as compared with the small one.

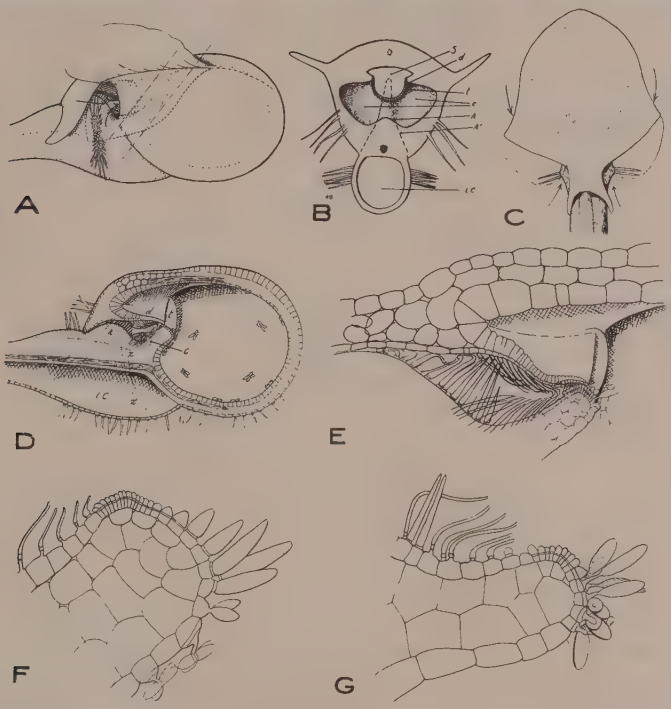

Fig. 16. Polypompholyx multifida. A lateral view of large trap; the broken lines indicate the position of a section shown in B; B Section showing the space above the door (*s*), the door (*d*) the threshold (*t*) the lateral cavities forming the antechamber leading to the door (*c*), and the ridge of the stalk in the region of the antechamber (*r*) and beneath the overhang (*r'*) projected. The intercellular space in the stalk is show (*i. c.*); C view of trap from above; the arrow points indicate the direction of approach to the entrance of the antechamber; D sagittal section of large trap: door (*d*), threshold (*t*) antechamber (*c*) ridge of the petiole against which the overhand presses (*r'*) *z*—*z* zone of lateral brush of trichomes as if shining through; E entrance of small trap; F transverse section of the threshold of large trap and G of the small trap.

The trap is strongly anatropous, the fore portion, bearing the door, being thick and extending forward as a forked overhanging extension which bears down tightly on the stalk to such an extent that its upper edge, caused by lateral compression, is indented by the pressure (fig. 16 a, c, d). This completely blocks approach to the entrance from

directly in front, contrary to Lang's statement (p. 156). Beneath the overhang, the ridge-like upper edge of the stalk rises in an arc in contact with the overhang for some distance (fig. 16 a, d). It then falls away to the floor of a double reception chamber (*c*, fig. 16 b) lying in front of the entrance. Its contact with the overhang is, however, maintained for an additional distance by a comb of stiff bristles (a specialized region of a row furnishing the upper edge of the stalk), which reaches to the roof of the overhang, figured by Lang (his figure 11), but they are hardly to be interpreted to "mark the way to the upper entrance", since there is no such entrance. If they do anything, it is to separate for some distance the two halves of the chamber, a capacious one, which must be entered before the threshold can be reached. The access to this chamber is through two lateral openings, each of which leads to a deep rounded pocket, one on each side of the true entrance into the trap (fig. 16 b). Each of these approaches is curtained by a large overhanging wing (fig. 16 a), springing from the angle formed by the side and top of the trap, which, as Lang noted, is triangular in transverse section. Since these lateral wings are furnished with long tapering and with short glandular trichomes (Lang), owing to these and to the rather narrow space between the wing and the wall of the trap, dirt and debris collect, both in the curtained space and in the two-lobed reception chamber, so that no animal could possibly enter, save perhaps a nematode which could worm its way through. Because of the position of these two wings, the approach to the reception chamber can be had only by passing under the curtaining wing, either in front of and above a row of bristles running transversely on the flank of the stalk (fig. 16 a), in contact with and in front of which the wing lies, or from the opposite direction where by far the more ample opening lies, namely along the whole edge of the wing from the transverse row of bristles back to its furthest extent. Since the large traps, which lie at the surface of the substratum, radiate out from the corm, the position of the wings is favourable to the interception of small animals moving toward the plant, the only natural approach.

I have spoken of the chamber through which the entrance into the trap is approached. This is, in fact, a double chamber-two buccal cavities, so to speak, partly separated by the ridge of the stalk and its comb. Room for this cavity arises from the circumstance that the entrance into the trap is very small relatively to the size of the trap (fig. 16 c), and much smaller than in Utricularia. The width of the deeply arched door opening in the large trap is 0,4 mm., the total

width of the trap at this level being 2.1 mm. In the small trap it is 0.1 mm., the total width being 0.85 mm. The remaining space is taken up by the bulbous cavities constituting the reception chamber. The roof of this chamber is the door itself, which arches over it (fig. 16 d, e). The outer surface of the door, being the roof of the cavity, is clothed with a thick carpet of long, whip-like glandular trichomes (fig. 16 e) pointing toward the threshold. A similar carpet is spread on the floor of each side of the reception chamber. The trichomes consist of a very short basal- and similarly short mid-cell and a very long capital cell — a short handle and a long whip lash. The parallel lying lashes are all oriented toward the threshold, thus facilitating movement of the animal toward, but impeding it if moving away from, the entrance, it may be supposed. There is much excreted mucilage which inevitably collects dirt, whatever else it does or does not do.

We come now to the door and threshold. The door has quite a different form from that in Utricularia, being thickest and least flexible at the base where it joins the roof and tapers in thickness up to the free edge. There is thus no hinge mechanism and it cannot buckle except at the edge itself. This rests on the threshold without having any resistant surface for the door edge, which is quite free. As above noted, the outer surface of the door bears a mat of whip-lash trichomes, absent however from the lower half where, instead, occur sessile "biscuit" glands with two capital cells (Lang). The threshold, best understood by contemplating a transverse section (fig. 16 f, g), is a rounded ridge with a slight angle on its outer upper margin. Here on both sides of the angle lies the pavement epithelium which displays no specialized regions, as in Utricularia, and has no velum, so far as I have been able to observe. At the inner limit of the pavement epithelium, the epidermal cells bear at first very short conical trichomes, arising above disc-shaped mid-cells. Passing inwardly, these become longer till, at the inner angle of the threshold, they are elongate conical. Still further in there is a zone of bifids, followed by tri- and quadri-fids, as described by Lang (his fig. 15). The latter are, of course, found all over the inner face of the trap. It may be noticed that these long conical trichomes do not impede the entrance as one might suppose from Lang's figure, which is the appearance when the threshold is viewed from below obliquely upward.

Aside from difference in size, the small traps show the following divergences from the above description of the large traps. The front forked process — the forks may be regarded as antennae — in the

small traps usually does not embrace the stalk, but extends forward parallel to it. Nevertheless, it presses firmly on the stalk so as to shut off access to the entrance from the front. In shape there is little difference as far as externals are concerned. I venture to think that the square-shaped small traps figured by Lang were accidental. They develop in a crowded mass and are often grown out of shape by pressure. Normally, they are triangular in transverse section, as are the large traps. It is to be noticed, however, that the side walls in both kinds of traps are thicker in the middle than at the margin and in both are of four courses of cell, differing from Utricularia in this. The roof of the small trap has, however, three courses (occasionally four in restricted spots). The relative thickness of the epidermis, both outer and inner, changes in complementary fashion. The outer epidermis is thin in front, becomes thicker on the roof and again thinner behind and below (fig. 16d). Contrariwise, the inner epidermis is very thick in front where it passes into the door, becomes thin above and thick below. But the most striking difference as between the two kinds of traps is to be found in the trichomatous armature of the threshold, where, in place of a dense fringe of conical cells, there are only very few of these and their place is taken by single absorbing cells, with a dense zone of bifids along the inner angle of the threshold. The inner face of the threshold ridge is free of quadrifids. It is a curious difference, but a constant difference it is. Indeed, it is so striking that one would hardly take the two traps as belonging to one and the same plant (fig. 16f, g).

Of P. tenella I have seen no large trap, as they are absent from the material available. The small traps appear quite as in P. multifida, save that the single absorbing cells and bifids have their cells more ro unded and that there are a very few large conical cells, about four altogether, two on each side of the arc.

The form of the threshold, viewed at right angles to the plane in which it lies, i. e., as from interior of the trap along its axis, is important. I have mentioned above its small size. To be added to this is the fact that the curvature is much greater than in Utricularia and occupies fully 180° and is as nearly as may be a true semicircle (fig. 16b). This, together with the small size makes the mechanical conditions for trip action difficult and, when the form of the door is contemplated, it seems impossible.

If this be so, what now is the mode of action of the door? The absence of any hinge mechanism, its form being thickest toward the

base and thin only at its edge; the absence of any surface of resistance against which the edge of the door can press; and the absence of an abundant velum together justify the interpretation that in Polypompholyx the door acts as a simple valve and is incapable of contributing to the sustension of a low pressure of water within the trap. Whether the walls of the trap act as they do in Utricularia, producing a low pressure of water in the interior, or not, we cannot, in the absence of the study of living material by experimental methods, say; nor indeed can we be certain that the foregoing interpretation is correct. We can at the moment go only so far as the structural evidence seems to indicate.

If, however, this interpretation is correct, the structure and behaviour of the trap harmonize with the generally primitive character of the plant as a whole, consisting as it does of a single protocorm with simple anchoring appendages, long-stalked traps and few spatulate leaves, and producing from the apex of the protocorm a single scape and flower.

Note: A paper by Marta Kruck (Physiologische und cytologische Studien über die Utricularia blase, Bot. Arch. **33**; 257—309, 1931) has just come to my attention. This argues that the door in U. vulgaris is an irritable mechanism, on the very equivocal ground of the observation of change in size of door cells when supported mechanically in a slightly open position, as compared with those in the position of rest. How strictly comparative measurements can be made on such an object when its curvatures are changed is hard to understand. She states, moreover, that the mechanisms involved (bristles and neighboring door cells) lose their sensitivity after stimulation and that this is restored only after a period of fifteen minutes. The answer to this is that I have proved experimentally that the door will act repeatedly (5 times!) within a period of five minutes, if water is carefully expressed from the trap, so as to induce artificially the condition of "negative pressure". The author further ignores all the evidence for the purely mechanical action of the door.

Appendix 1.

Species and Author's Name.	Source.
1. U. capensis, Spreng.	Capetown.
2. U. diploglossa, Web. (Rendle 332) . . .	Chibipopo.
3. U. subulata, Linn.	Victoria Falls.
4. U. Welwitschii, Olivier (Rendle 333) . .	„ „
5. U. Kirkii, Stapf (Rendle 334)	„ „
6. = no. 11	„ „

Species and Author's Name.	Source.
7. U. reniformis, A. St. Hill	Prof. Dixon, Dublin.
8. U. coerulea, Auct.	Dublin.
9. U. longifolia, Gardn.	„
10. U. montana, Jacq.	„
11. U. Gibbsiae, Stapf (Rendle 33a)	Victoria Falls.
12. U. cornuta, Michx.	Halifax, R. D. Gibbs.
13. U. pallens, A. St. Hil & Girard	Dr. Hoehne (1197), Butantan,
14. aff. cucullata	Hoehne 3070. [Sao Paulo.
15. U. oligosperma, A. St. Hil	Hoehne 95.
16. U. globulariaefolia, Mart.	Hoehne 532.
17. U. Lundii, A. DC.	Hoehne 662.
18. U. nervosa, G. Weber	Hoehne 442.
19. U. reniformis, A. St. Hil	Hoehne 760.
20. U. subulata, Linn.	Gray Herbarium.
21. U. resupinata, B. D. Greene	„ „
22. U. gibba, Linn.	Montreal.
23. U. vulgaris, Linn.	Montreal; New Haven.
24. U. reniformis, A. St. Hil.	Prof. Watkin, Southampton.
25. U. reniformis, A. St. Hil.	„
26. U. Endresii, Reichb.	Dublin.
27. aff. gibba	Miss E. L. Stephens, Port E. Africa.
28. U. intermedia Hayne	Montreal.
28a. U. intermedia Hayne	„ Prof. M. Victorin.
29. U. stellaris Linn.	Prof. T. Ekambaram, Madras.
30. U. flexuosa, Vahl.	„
31. U. albo-coerulea, Dalz.	„
32. U. affinis, Wight	„
33. U. coerulea, Linn.	„
34. U. orbiculata, Wall.	„
35. U. uliginosa, Vahl.	Munich.
36. U. Dusenii, Sylvén.	„
37. U. coerulea, Auct.	„
38. U. intermedia, Hayne	Mr. G. H. Conant, Michigan.
39. aff. gibba	Prof. F. A. Wolf, S. Car.
40. U. coerulea, Linn.	Mr. E. J. Steer, ex Kew.
41. U. pumila, Walt.	Prof. R. B. Thomson, Trinidad.
42. U. mixta	Mr. C. L. Wilson, Barro, Colorado.
43. aff. cornuta	Prof. R. B. Thomson, Aripo Savannah, Trinidad.
44. U. Gluckii, Luetz.	„
45. U. amethystina, Salzm.	„
46. U. nana, A. St. Hil & Girard	Munich.
47. U. elephas, Luetzelburg	„
48. U. puberula, Benj.	„
49. U. pusilla, Vahl.	„
50. U. geminiloba, Benj.	„
51. U. exoleta, R. Br.	„

Species and Author's Name.	Source.
52. U. volubilis, R. Br.	Munich.
53. Polypompholyx multifida, F. Muell.	„
54. U. neottioides, A. St. Hil & Girard	„
55. aff. coerulea (Goebel, Ipoh)	„
56. U. Dusenii, Sylvén.	„
57. U. Menziesii, R. Br.	„
58. U. saudadensis, Merl.	„
59. aff. coerulea	„ (Goebel, Ceylon).
60. U. Herzogii, Luetzelburg	„
61. U. Campbelliana, Oliver	„
62. U. amethystina, Salzm.	„
63. U. globulariaefolia, Mart.	„
64. U. nelumbifolia, Gardn.	„
65. U. orbiculata, Wall.	„
66. Polypompholyx multifida, F. Muell.	„
67. U. vulgaris, Linn.	„
68. U. purpurea, Walt.	„
69. U. cucullata, St. Hil (Kuhlmann 686)	„
70. aff. subulata (Kuhlmann 929)	„
71. U. triloba (prob.), Benj. (Kuhlmann 928)	„
72. U. neottioides, A. St. Hil & Girard	„
73. U. longeciliata, A. DC.	„
74. U. subulata, Linn. (or prob. U. nervosa, G. Weber)	„
75. U. Dusenii, Sylvén.	„
76. U. tridentata (prob.), Sylvén.	„
77. U. Lloydii, Merl in MS. (Kuhlmann 927)	„
78. U. globulariaefolia, Mart.	„
79. U. flaccida, A. DC.	„
80. U. myriocista, A. St. Hil & Girard	„
81. U. uliginosa, Vahl.	„
82. U. dichotoma, Labill.	Dr. E. Merl.
83. U. lateriflora, R. Br.	„
84. U. albina, Ride.	Mr. R. E. Holttum, Singapore.
85. U. bifida, Linn.	„
86. U. exoleta, R. Br.	„
87. U. flexuosa, Vahl	„
88. U. geminiscapa, Benj.	Prof. M. L. Fernald.
89. U. subulata forma cleistogama (Gray) Fern.	do.
90. U. resupinata, B. D. Greene	Prof. J. H. Ehlers, Michigan.
91. aff. coerulea	Mr. N. Douglas Simpson, Ceylon.
92. U. flexuosa, Vahl	„
93. U. striatula, Sm. vel orbiculata	„
94. U. reticulata, Sm.	„
95. U. bifida, Linn.	„
96. U. modesta, A. DC.	Dr. E. Merl.
97. U. monanthos, Hook.	Munich.

Species and Author's Name.	Source.
98. U. violacea, R. Br.	British Museum.
99. U. purpurea, Walt.	Dr. J. H. Barnhart, Long Island.
100. Polypompholyx tenella, Lehm.	Mr. J. S. Wood, Adelaide.
101. U. dichotoma, Labill.	„
102. U. Menziesii, R. Br.	(Mrs.) E. R. L. Johnson Perth,
103. U. Hookeri, Lehm.	„ [W. Austr.
104. Polypompholyx multifida	„
105. U. violacea	„

Appendix 2.

The foregoing species of Utricularia (incl. Polypompholyx as if Utricularia) in appendix 1, grouped according to the category to which they have been referred. Duplicate material is indicated by italics.

Polypompholyx	53, **66**, 100, **104**	Total 2
Hookeri	52, 57, 82, 97, **98**, **101**, **102**, **103**, 105	5
coerulea	6, 8, 11, 31, 32, 35, **37**, **40**, **55**, **59**, 79, **81**, 85, **91**, 94, **95**	9
orbiculata	33, **34**, 65, 93	3
globulariaefolia	16, 45, **62**, **63**, 76, **78**, 96	4
capensis	1, 4, 5, 48, 84	5
reniformis	7, 9, 10, 17, **19**, **24**, **25**, 26, 36, 44, 46(?), 50, 56, 58, 61, 64, **75**, 77, 79	15
subulata	3, 18, **20**, 21, 46(?), 49, **70**, 71, **74**, 89, 90	8
Kirkii	5	1
vulgaris	2, 15, 23, 28, 29, 30, **38**, 42, **67**, **87**, 88, 92	9
gibba	13, 22, 27, 39, **41**, 51, 54, 60, **72**, **86**	8
purpurea	14, 47, 68, **69**, 80, **99**	4
cornuta	12, **43**	1
lateriflora	83	1
longeciliata	73	1
		76
	Corr. —1	75

Citations.

Goebel, K., „Pflanzenbiologische Schilderungen". Marburg 1889.

— „Morphologische und biologische Studien. V. Utricularia". Ann. Jard. Buit. **9**: 41—119, 1881.

Hoehne, F. C. and J. G. Kuhlmann, "Utricularias do Rio de Janeiro e seus arredores". Mem. Inst. Butantan **1**: 1—26, pl. 1—8, 1918.

Lloyd, F. E., "The mechanism of the water-tight door of the Utricularia trap". Plant Physiol. **4**: 87—102, 1929.

— "The range of structural and functional variation in the traps of Utricularia". Flora, **N. F. 25**: 260—276, 1931.

Luetzelburg, P. von, „Beiträge zur Kenntnis der Utricularien". Flora **100**: 145—212, 1910.

Merl, E. M., „Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen". Flora, **N. F. 8**: 127—200, 1915.

— „Biologische Studien über die Utriculariablase". Flora **115**: 59—74, 1922.

— „Beiträge zur Kenntnis der brasilianischen Utricularien". Flora, **N. F. 18—19**: 386—392, 1925.

Stapf, O., "Flora of Tropical Africa". London 1906.

Beiträge zur Kenntnis der Gattung Dysophylla und einiger anderer Labiaten.

Von **Walter Hülsbruch.**

Mit 19 Abbildungen im Text.

Abgesehen von der systematischen Zusammenstellung bei Hooker (9) und der darauf fußenden bei Briquet (2) hat die Gattung Dysophylla (Blume) Lour. nur in zwei Arbeiten eine ausführlichere Erwähnung gefunden: Rudolf Wagner (19) gibt eine Übersicht über die Labiatengattungen mit von der normalen Dekussation abweichender Blattstellung (darunter auch D.); Fritz Mayer (13) behandelt die Anatomie der Pogostemoneen. Beiden Verfassern stand von Dysophylla nur Herbarmaterial zur Verfügung. — 1925 brachte v. Goebel aus Buitenzorg Samen von der im dortigen Garten kultivierten Dysophylla verticillata Benth. mit. Im folgenden gebe ich meine an den daraus gezogenen Pflanzen gemachten Beobachtungen wieder, ergänzt durch einige Beobachtungen an morphologisch oder biologisch nahestehenden anderen Labiaten[1]). Da die im hiesigen Staatsherbar als D. vert. liegenden Pflanzen sich zum größten Teil als falsch bestimmt erwiesen (auch Mayer hat als D. vert. ein m. E. nicht zweifelsfreies Exemplar untersucht; vgl. auch die Fußnote auf S. 64 seiner Arbeit!), möchte ich noch erwähnen, daß eine Kontrolle der Buitenzorger Bestimmung an Hand des Hooker mich ebenfalls am ehesten auf D. vert. führte.

1) Meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Dr. K. v. Goebel, bin ich für die Anregung zu vorliegender Arbeit und für seine stets rege Anteilnahme an deren Fortgang zu größtem Dank verpflichtet. Weiter danke ich Herrn Prof. Dr. Kupper für die Versorgung mit lebendem Untersuchungsmaterial aus dem Nymphenburger Garten und den Herren Proff. Dr. Roß und Dr. Sueßenguth für die großzügige Überlassung von Materialien aus dem Staatsherbar. Es standen mir im getrockneten Zustand folgende Dysophylla-Arten zur Verfügung:

D. auricularia Blume	D. Helferi Hook. fil.	D. pentagona C. B. Clarke
D. crassicaulis Benth. (?)	D. Koehneana Muschler	D. quadrifolia Benth.
D. cruciata Benth.	D. linearis Benth.	D. stellata Benth. (?)
D. gracilis Dalz. (?)	D. myosuroides Benth.	D. verticillata Benth.

I. Blattstellung und Verzweigung unter optimalen Bedingungen[1]) gezogener Pflanzen von D. vert.

Trotz der großen Regelmäßigkeit, mit der auf späteren Stadien mehrgliedrige Wirtel gebildet werden, habe ich unter mehreren Hundert daraufhin durchgesehener Keimpflanzen keine gefunden, die mehr als zwei Kotyledonen hatte. Auch die ersten Blätter werden stets in gekreuzten Paaren angelegt. Erst etwa vom dritten bis vierten Knoten ab findet eine Erhöhung der Blattzahl statt. Und zwar erfolgt diese Vermehrung der Gliederzahl dadurch, daß an der Stelle, wo bisher nur eine Blattanlage entstand, aus nicht näher bekannten Ursachen jetzt deren zwei oder mehr auftreten. Diese können symmetrisch oder auch asymmetrisch zu dem Ort der eigentlich zu erwartenden Blattanlage gestellt sein, so daß frühzeitig die durch die beiden durch die Mittelrippen der ersten rein dekussierten Blattpaare gelegten Ebenen gegebene Gesamtsymmetrie der Pflanzen verwischt wird. Bei der Betrachtung des Scheitels junger Pflanzen, die im Übergang von der reinen Dekussation zur mehrgliedrigen Wirtelstellung begriffen sind, sieht man stets, wie die jüngsten Blätter in zwei opponierten Gruppen angeordnet sind, entsprechend einem Wirtel der dekussierten Stellung. In der Regel folgt auf den letzten zweigliedrigen Wirtel sofort ein viergliedriger, nur vereinzelt wurden an dieser Stelle dreigliedrige Wirtel beobachtet. Auch am Scheitel älterer Pflanzen, die bereits mehrere fünf- bis achtgliedrige Wirtel gebildet haben, kann man häufig noch sehen, daß die jüngsten Blättchen die geschilderte Anordnung in zwei Gruppen aufweisen (Fig. 1). Durch Wachstumsvorgänge im Knoten werden jedoch fast ausnahmslos die Abstände der Blätter eines Wirtels ausgeglichen, so daß der Wirtel im ausgewachsenen Zustand völlig radiär erscheint. Überhaupt zeigen in der Regel die Vegetationspunkte älterer

Fig. 1 (zweifach vergrößert).

1) Als solche fand ich: feuchte Luft, 20—30° C, viel Sonne, gute lehmige Erde. Töpfe anfangs bis zum Rand, später 2—3 cm darüber im Wasser stehend. Da diese Bedingungen nur während etwa 3 Monaten des Jahres zu schaffen waren, ließen sich Kulturversuche nur in beschränktem Maß durchführen.

Pflanzen (insbesondere auch die Synfloreszenzvegetationspunkte) eine völlig äquidistante Verteilung auch der jüngsten erkennbaren Blattanlagen. — Wenn die hypothetische Ursache zur Bildung zweier Blattanlagen an der Stelle einer zu wirken aufhört, nachdem bereits die zwei Blätter an der betreffenden Stelle angelegt waren, so werden diese beiden — entsprechend ihrer basiplasten Entwicklung (s. Abschnitt IV c) — dann eine gemeinsame Basis erhalten und im fertigen Zustand ein zweispitziges Blatt darstellen, wie ich solche mehrfach beobachtete, und von denen ich einige Typen in Fig. 2 wiedergebe. Derartige Bildungen fand ich stets nur an den unteren Teilen der Pflanze, wo noch eine gewisse Labilität der Entwicklungstendenzen vorliegt. Wie die Abbildungen zeigen, kann die Zweispitzigkeit sehr verschiedene Grade erreichen. Fast stets waren die beiden Zipfel einander spiegelbildlich gleich, nur unbedeutende Asymmetrien wurden beobachtet. Die zweispitzigen Blätter hatten immer nur einen Achselsproß, der in einem Fall (hier der Einschnitt jedoch wenig tiefgehend) allerdings im Vergleich mit den Achselsprossen der übrigen Blätter des Wirtels auffällig stark entwickelt war. In einem Fall war der Achselsproß auffallend aus der Mediane der gemeinsamen Blattbasis verschoben (obwohl die Blattzipfel völlig symmetrisch), im allgemeinen jedoch stand er durchaus median. Die Mittelrippen der Zipfel der zweispitzigen Blätter vereinigten sich im gemeinsamen Stiel stets zu einer Rippe. Auch die Leitbündel der Zipfelmittelrippen verschmolzen in einigen Fällen sofort nach der Vereinigung der beiden Rippen ebenfalls zu einem einheitlichen, obwohl im Vergleich mit dem normalen Blattstielbündel mehr bandartigen Bündel. In anderen Fällen dagegen (darunter auch in solchen, in denen die Zweiteilung nur sehr gering war) blieben die beiden Bündel auch in der gemeinsamen Mittelrippe ein Stück weit oder bis in den Stamm getrennt. Die übrige Nervatur in einem solchen Fall ist in Fig. 2 links unten dargestellt. Hinsichtlich der Zahlenverhältnisse zwischen den mit einem zweispitzigen Blatt versehenen Wirteln und denen darüber und darunter ließ sich keine durchgehende Gesetzmäßigkeit erkennen. Die diesbezüglichen Beobachtungen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben, in der Zeile B die Blattzahl in dem mit zweispitzigem Blatt

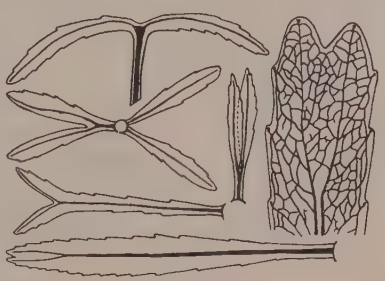

Fig. 2.

(dieses durch II bezeichnet) versehenen Wirtel, Zeile A die Blattzahl im Wirtel darüber und Zeile C die im Wirtel darunter enthält:

A	6	7	8	7	5	3	7	6*	5	3
B	4+II	5+II	6+II	6+II	4+II	2+II	5+II	5+II	4+II	3+II
C	5	6	6	6	4	2	7	6	6	4

(*zweimal beobachtet.)

Hinsichtlich ihrer Achseltriebe verhalten sich die Blätter eines Wirtels im allgemeinen alle gleich, zum mindesten konnten keine gesetzmäßigen Ungleichheiten festgestellt werden. In den Achseln der Kotyledonen habe ich nie Knospen gesehen, auch durch Zerstörung der Sproßspitze der Keimpflanzen habe ich die Kotyledonen nicht zur Hervorbringung von Achselprodukten veranlassen können. Die Achselknospen der unteren Blattwirtel treiben im allgemeinen nur aus, wenn die Sproßspitze abgeschnitten oder sonst gehemmt ist; auch an einigen in horizontale Lage gebogenen Pflanzen entwickelten sich die Achselknospen der untersten Blattwirtel zu normalen Sprossen, während der Hauptsproß verkümmerte. Unter gewöhnlichen Verhältnissen jedoch treiben nur die Achselknospen der obersten drei bis vier Wirtel unter der terminalen Synfloreszenz aus. In den weitaus meisten Fällen entwickelten sie zunächst einen Wirtel aus zwei transversalen Vorblättern, an denen sich gewöhnlich eine Förderung der dem Hauptsproß abgekehrten Blatthälften erkennen ließ, so daß diese Blätter etwas sichelförmig gegen den Hauptsproß zu gekrümmt waren. Darauf folgen dann einige wenige, meist fünfblättrige, Wirtel (hier öfter auch im ausgewachsenen Zustand eine ungleichförmige Verteilung über den Stengelumfang), ehe auch die Seitensprosse mit einer Synfloreszenz endigen. Bei kräftigen Exemplaren entstanden auch ebenfalls mit Synfloreszenzen abschließende Seitenzweige zweiter Ordnung, vor allem aus den Achseln der dem Hauptsproß abgekehrten Blätter; in ihrer Blattstellung gleichen diese Triebe zweiter Ordnung denen erster Ordnung. — In ganz wenigen Fällen beobachtete ich auch, daß ein Seitenzweig mit einem drei- statt zweigliedrigen Vorblattwirtel begann. Dabei war dann die Blattanordnung stets wie in Fig. 3. Es hatten dabei die Blätter *a* und *b* wohl entwickelte Achselknospen, während *c* keinen oder nur einen schwächlichen Achselsproß hervorbrachte. Man kann sich denken, daß *a* und *b* den normalen zweigliedrigen Vorblattwirtel repräsentieren, während *c* nur eine hinzugekommene Bildung ist; diese Auffassung würde, als auf eine Förderung der adaxialen Seite hinauslaufend, zunächst in Widerspruch mit der an normalen Seitensprossen gemachten Beobachtung stehen, daß die dem Muttersproß abgewandten Blatthälften gefördert sind. In-

dessen läßt sich bei D. vert. — wie auch noch im folgenden Abschnitt zu erwähnen sein wird — ganz allgemein konstatieren, daß eine Förderung bzw. Hemmung in der Größe (und anatomischen Differenzierung) der Einzelblätter nicht unbedingt mit analogen Veränderungen in der Blattzahl verknüpft zu sein braucht. Einen Beleg hierfür bieten u. a. die sehr häufig auftretenden Fälle, wo an einem normalen Seitensproß auf den zweigliedrigen Vorblattwirtel ein fünfgliedriger Wirtel folgt, bei dem die Blätter in zwei Gruppen angeordnet sind, nämlich in einer nach außen gekehrten Gruppe von nur zwei, aber großen Blättern, und einer nach innen gekehrten Gruppe von zwar drei, aber kleineren Blättern. Trotzdem steht diese Art der Vermehrung der Blattzahl durch ein einfaches Hinzukommen eines Blattes in einem gewissen Gegensatz zu dem, was in dieser Hinsicht am Hauptsproß junger Pflanzen zu beobachten war. Diesem letzteren Verhalten besser angepaßt wäre die Annahme, daß die Blätter *a* und *b* ursprünglich einem, *c* gegenüberstehenden, Blatt entsprechen und nur durch die Förderung der Knotenaußenseite um 180° auseinandergerückt sind; abgesehen davon, daß bei den übrigen Labiaten m. W. kein Vorkommen von medianen Vorblättern bekannt ist, spricht auch die in diesem Falle zu beobachtende Anordnung der Blätter des zweiten Wirtels in zwei median orientierten opponierten Gruppen gegen diese Annahme. (Infolge der Seltenheit der dreigliedrigen Vorblattwirtel gelang es mir nicht, ihr Zustandekommen entwicklungsgeschichtlich aufzuklären.) — In den Synfloreszenzen wird die Mehrgliedrigkeit der Blattwirtel beibehalten; meistens fand ich hier die Deckblattwirtel fünf-, oft auch viergliedrig; die einzelnen Teilinfloreszenzen sind den Raumverhältnissen entsprechend schwach entwickelt, sie bestehen aus nur zwei bis drei Blüten auf jeder Seite der Mittelblüte. Die Synfloreszenzdeckblätter sind nur etwa 0,2 cm lang; der Übergang von den letzten Laubblättern zu den Deckblättern ist ein sehr plötzlicher, nur gelegentlich erreichten die untersten Deckblätter noch eine Länge von 1—2 cm und laubblattähnliche Ausbildung.

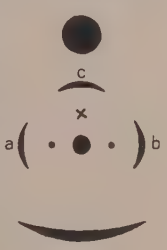

Fig. 3.

II. Versuche, die Blattzahl von D. vert. durch veränderte Kulturbedingungen zu beeinflussen.

Da es bei einigen anderen Pflanzen gelungen ist, die Blattstellung durch äußere Einflüsse zu verändern (6, S. 271), stellte ich auch bei D. vert. einige Versuche in dieser Richtung an.

a) Bei unteroptimaler Temperatur blieben die zahlreich gebildeten Internodien sehr kurz, die Blätter blieben unter Beibehaltung ihrer normalen Proportionen klein, in der Achse und in der unteren Blattepidermis erfolgte starke Anthozyanbildung; Verzweigung und Blütenbildung traten nicht ein. Die Blattzahl jedoch wurde nicht beeinflußt, wie unter normalen Bedingungen erschienen etwa vom dritten bis vierten Knoten ab mehrgliedrige Wirtel. — Hielt ich die Pflanzen in gespannter Luft von überoptimaler Temperatur, so erreichten die Internodien eine größere Länge als bei Normalexemplaren, die Verzweigung wurde verzögert, die Blütenbildung beschleunigt; die Blattzahl jedoch blieb unverändert. (Auch wenn Pflanzen, die zunächst kühl gestanden hatten, in die Wärme gebracht wurden, trat noch nachträglich eine starke Streckung der oberen Internodien und Rückbildung des Anthozyans ein.)

b) Bei Kultur in zu kleinen Töpfen oder in Sand war der Wuchs äußerst kümmerlich: Es wurden nur wenige und kurze Internodien gebildet, die Blätter blieben klein, die Pflanzen waren unverzweigt und steril. Doch traten auch hier schon frühzeitig fünf- bis sechsblättrige Wirtel auf. Ähnliche Kümmerformen ergaben sich, wenn nicht durch häufige Auflockerung der obersten Erdschicht die Bildung einer zusammenhängenden Decke von Cylindrospermum, Oscillatoria usw., die offenbar die Aufnahmefähigkeit der Wurzeln beeinträchtigte (auch in stark mit Kalk versetztem Boden) verhindert wurde.

c) In verschieden dichtem allseitigem Schatten gehalten, zeigten die Pflanzen eine Förderung des Längenwachstums, der unverzweigte Stengel blieb zart, die Blätter waren blaß und — absolut wie relativ — schmäler als gewöhnlich. Vom dritten bis fünften Knoten ab traten vier-, später auch fünfgliedrige Wirtel auf, während die höheren Blattzahlen nicht zur Ausbildung kamen. Wurden die Pflanzen nach den Seiten gänzlich abgedunkelt und erhielten nur von oben Licht von verschiedener Intensität, so ergaben sich noch stärkere Abweichungen in derselben Richtung, eine längere Beibehaltung der reinen Dekussation konnte jedoch nicht erzielt werden.

d) Um die Ernährung des Vegetationspunktes zu beeinflussen, wurden ferner an einer Anzahl von Pflanzen die jeweils neu gebildeten Blätter immer auf möglichst frühen Stadien wieder entfernt. Ganz junge Pflanzen, die noch rein dekussiert waren, starben hierbei stets ab; an etwas älteren, die bereits zur Bildung mehrgliedriger Wirtel übergegangen waren, wurde durch diese Prozedur das Wachstum sehr gehemmt, doch waren die neugebildeten Wirtel stets wieder vier- bis sechsgliedrig. Da oberhalb des letzten makroskopisch sichtbaren und

der Entfernung zugänglichen Wirtels immer nur zwei bis höchstens drei weitere Wirtel von Blattanlagen am Vegetationspunkt zu erkennen waren, müßte dieses Verfahren, wenn es überhaupt von Einfluß auf die Zahl der Blattanlagen wäre, schon nach höchstens dreimaliger Wiederholung diesen Einfluß zeigen. Indessen erwies es sich auch bei öfterer Wiederholung als wirkungslos. — Auch verschieden starkes Anwelkenlassen der Sproßspitze führte (wenn nicht überhaupt der Hauptsproß abstarb) zu keinem Erfolg.

e) Bei Kultur unter Wasser bei allseitiger Belichtung war (sowohl wenn die Pflanzen gleich in 20—30 cm tiefes Wasser gebracht wurden, als wenn durch ständiges Nachfüllen der Wasserspiegel stets nur etwa 1—2 cm über dem Vegetationspunkt gehalten wurde) das Wachstum ein sehr langsames. In gleich alten Kulturen (gemessen zu der Zeit, wo die Normalpflanzen zu blühen begannen, die Unterwasserexemplare kamen nie zur Blüte und blieben unverzweigt) waren die Unterwasserexemplare im Durchschnitt nur ein Viertel bis ein Drittel so lang wie die Normalpflanzen, hatten dabei jedoch gleichviel Internodien wie die letzteren (und teilweise sogar mehr). Ihr Sproß blieb sehr zart. Die Blätter wurden nur 1,5—2 cm lang und 0,1—0,15 cm breit (waren also auch relativ schmäler als gewöhnlich) und zeigten sich auch in ihrer anatomischen Differenzierung sehr gehemmt (s. Abschnitt. IV!); sie traten aber immer in fünf- bis siebengliedrigen Wirteln auf. Auch Kultur in Kupfersulfatlösungen (1 : 100000 — 1 : 50000, öfter gewechselt; zur Hintanhaltung der Algen und Cyanophyceen, die indessen auch hiermit nur sehr unvollkommen gelang) führte zu keinem anderen Ergebnis. — War schon unter diesen Bedingungen die Gesamtentwicklung schwächlich, so starben junge Pflanzen, die in Wasser bei gleichzeitiger seitlicher Abdunkelung gebracht wurden, meist sehr bald ab. Es wurde daher eine größere Anzahl kräftig entwickelter Normalpflanzen dicht über dem Boden abgeschnitten, die Stümpfe wurden unter Wasser gebracht und die bis dahin unentwickelt gebliebenen Achselknospen der untersten Wirtel austreiben gelassen, wobei ihnen also die allenfalls in den Stümpfen abgelagerten Reservestoffe zur Verfügung standen. Auch hierbei gelang es nur in einem einzigen Fall, durch allmähliche tiefere Versenkung der Pflanze einen solchen Seitensproß von etwa 40 cm Länge unter Beibehaltung der Dekussation zu erzielen; da die einzelnen Internodien dieses Sprosses (im Gegensatz zu den allseitig belichteten Unterwasserkulturen) sehr lang waren, handelte es sich aber auch hier nur um wenige dekussierte Wirtel; mit der Erreichung des Wasserspiegels setzte die Bildung viergliedriger Wirtel ein. —

Es ergibt sich aus diesen Versuchen, daß trotz der großen Regelmäßigkeit, mit der auf den Jugendstadien noch die für die Mehrzahl der Labiaten typische Blattstellung auftritt, doch die Eigenschaft, von einem gewissen Alter an mehrgliedrige Wirtel zu erzeugen, sich sehr indifferent gegenüber äußeren Einflüssen verhält. Die höchsten Blattzahlen pro Wirtel (9—10) wurden allerdings nur an Exemplaren beobachtet (aber auch hier nicht häufig), die durch ihre reiche Verzweigung und Blütenbildung und die üppige Entwicklung aller Gewebesysteme sich als offenbar besonders gut ernährt erwiesen; die mittleren Zahlen (3—8) jedoch traten im allgemeinen überall, ohne bestimmte Beziehung zu Ernährungs- oder sonstigen Verhältnissen auf. Wohl brachten die veränderten Lebensbedingungen nicht nur deutliche Veränderungen in der Größe und Gewebedifferenzierung der Achse hervor, sondern auch die Blattbildung, soweit sie die Ausgestaltung des einzelnen Blattes betraf, wurde stark beeinflußt; irgendwelche mit letzterem Vorgang parallelgehende Abweichungen in der Blattzahl waren indessen (von dem einzigen unter e) genannten Fall abgesehen) nicht festzustellen.

III. Morphologische und teratologische Beobachtungen an anderen Labiaten mit mehrgliedrigen Wirteln.

Bezüglich der Blattzahl bei den übrigen Dysophylla-Arten kann ich auf die Angaben bei Hooker und Wagner hinweisen, die ich am hiesigen Herbarmaterial bestätigt fand mit Ausnahme von D. quadrifolia Benth.: Bei zwei Exemplaren (Herb. monac. Nr. 741), die allen sonstigen Merkmalen nach sicher zu dieser Art gehören, fand ich außer vierzähligen auch zwei-, drei- und fünfzählige Wirtel, zuweilen mit schwacher Auseinanderrückung der einzelnen Wirtelglieder. (Einen eigentlichen Übergang zu spiraliger Blattstellung, wie ihn Schnizlein (18) als Abnormität bei „Disophylla“ stellata beobachtete, habe ich jedoch bei keiner D.-Art gesehen.) Hinsichtlich des Anschlusses der Seitenzweige konnte ich Abweichungen von dem normalen Verhalten der D. vert. (nämlich mehrgliedrige Vorblattwirtel) beobachten an einzelnen Exemplaren von D. gracilis Dalz. bzw. D. stellata Benth., bei denen ja auch die gewöhnlichen Wirtel sich durch besonders zahlreiche Blätter auszeichnen. Bei den Arten mit mehrgliedrigen Laubblattwirteln waren auch in der Synfloreszenz die Deckblattwirtel mehrgliedrig (obwohl nicht immer in so hohem Grade wie die Laubblattwirtel). Entsprechend fand ich bei der dekussierten D. auricularia Blume auch in allen untersuchten Synfloreszenzen die Dekussation gewahrt. Bei der in ihren vegetativen Teilen ebenfalls dekussierten D. myosuroides Benth. beobachtete ich

neben dekussierten Synfloreszenzen einmal auch eine dreizählig gebaute Synfloreszenz (der oberste Laubblattwirtel jedoch auch hier noch zweigliedrig). — Von den anderen von Wagner erwähnten Labiaten mit mehrgliedrigen Wirteln habe ich lebend nur Westringia rosmariniformis Sm. gesehen. Die Exemplare des hiesigen Gartens haben überwiegend dreizählige Wirtel; an denselben Pflanzen sind jedoch auch (aber in geringerer Zahl) Sprosse mit vierzähligen Wirteln vorhanden. Auch ein Übergang von drei- zu viergliedriger Wirtelstellung oder umgekehrt ist nicht selten. Die Anordnung der ersten Blätter der Seitentriebe (nur makroskopisch beobachtet) geben die Diagramme Fig. 4 wieder: Auch hier eine Anordnung der Blätter des zweiten Wirtels in zwei Gruppen, die jedoch meistens nachträglich noch etwas verwischt wird. An älteren Vegetationspunkten fand ich auch hier die Blattanlagen eines Wirtels von Anfang an äquidistant. — Einen Beginn der weiterhin mehrzähligen Seitensprosse mit einem zweigliedrigen Wirtel (wohl schon aus den Raumverhältnissen in der Achsel des Tragblattes erklärlich) beobachtete ich auch an hiesigem Herbarmaterial von Westringia brevifolia Benth., W. Cheelii Maiden et Betch., W. intermedia Cheel., W. rigida R. Br., W. rubiaefolia R. Br., Hemigenia purpurea R. Br., H. Sieberi Bth. —

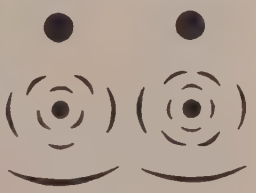

Fig. 4.

Unter den Freilandlabiaten des hiesigen Gartens habe ich als Abnormität dreigliedrige Wirtel gesehen bei Nepeta grandiflora M. B. (an zwei Sprossen; Seitenzweige alle rein dekussiert), Elsholtzia Stauntoni Benth. (an einem auch sonst abnormen Sproß mit teilweiser Zwangsdrehung und Auseinanderrückung zusammengehöriger Blätter) und besonders bei Teucrium chamaedrys L. (s. auch 8, 15). Der Umstand, daß im Frühjahr 1931 diese abnormen Sprosse von Teucrium bedeutend weniger selten als im Vorjahr waren, schien darauf hinzudeuten, daß vielleicht äußere Faktoren einen Einfluß auf die Zahl der Wirtelglieder hätten. Und da zweifellos zum Aufbau eines dreizähligen Sprosses mehr Material notwendig ist als für die Bildung eines dekussierten Triebes von gleicher Internodienzahl (denn in der Länge der Internodien, der Größe und anatomischen Differenzierung der Blätter und Blattstiele konnte ich keinen Unterschied zwischen den normalen und abnormen Trieben einer Pflanze feststellen) liegt es nahe, diese Faktoren in den Ernährungsverhältnissen zu suchen. (Gegen diese Annahme spricht es allerdings vielleicht, daß man oft beobachten kann, wie gerade an den dreizähligen Sprossen die Entwicklung der Achseltriebe stark zurück-

bleibt hinter der an den normalen Sprossen desselben Exemplars). Die Heranzucht hinlänglich großer Klone war in der kurzen Zeit nicht möglich. Ausgehend von der (zwar unbewiesenen) Voraussetzung, daß eine eventuelle genotypische Bedingtheit der Blattzahl nur in der Form in Betracht käme, daß die Pflanzen die Fähigkeit, unter günstigen Ernährungsverhältnissen dreigliedrige Wirtel zu bilden, entweder haben oder nicht haben (also ohne gradweise Abstufungen dieser Fähigkeit), nahm ich daher zu den Kulturversuchen nur solche Rhizomstücke, die bereits mindestens einen dreizählig angelegten Sproß zeigten und dadurch den Besitz der erwähnten Fähigkeit offenbarten. Die Kulturbedingungen waren folgende: Gruppe A: viel Sonne, CO_2-Düngung; Gruppe B: Schatten; in jeder Gruppe wieder 1. gute Erde, mehrmals Düngung mit K, P, N; 2. Sand. — Die bereits dreizählig angelegt gewesenen Sprosse kamen, vielleicht durch das Umpflanzen geschädigt, überall nicht sämtlich zur Entwicklung. Neue dreizählige oberirdische Sprosse traten im Laufe des Sommers in allen Kulturen sehr wenig auf; noch seltener war ein Übergang anfänglich dekussierter Sprosse zu dreigliedriger Wirtelstellung, er wurde jedoch selbst in der Kultur B2 beobachtet. Die an den oberirdischen Teilen entwickelten Seitensprosse waren stets dekussiert. Am ehesten wäre ein Unterschied vielleicht bei den im Herbst in der Nähe der Erdoberfläche für das kommende Jahr angelegten Sprossen zu erwarten gewesen, da bei deren Anlage die veränderten Bedingungen die längste Gelegenheit gehabt hatten, ihre Wirkung auszuüben. Indessen ließen die beobachteten Unterschiede im Prozentsatz der dreizähligen Sprosse[1]) auch hier keine Beziehungen zu den Kulturbedingungen erkennen, wahrscheinlich waren sie nur zufällig. Überdies war die Zahl der Kulturpflanzen viel zu gering (vor allem war auch die Entwicklung namentlich der unterirdischen Teile in einzelnen Kulturen eine ganz unvorhergesehen kümmerliche), als daß die Versuche, die mehr den Zweck einer ersten Orientierung hatten, eine statistisch einwandfreie Auswertung erlaubten. (Abgesehen von der erwähnten Unsicherheit in genetischer Beziehung.) Immerhin kann man aus den Versuchen aber wohl entnehmen, daß für das Auftreten der Sprosse mit dreiblättrigen Wirteln nicht nur der Ernährungszustand der Gesamtpflanze, sondern in hohem Maße auch die Stoffverteilung

1) Kulturbedingungen	Prozentsatz der dreizähligen Sprosse:	Entwicklung der oberirdischen Teile: Vegetat.-Organe:	Blüten:
A 1	9,3% (11 : 118)	sehr üppig	reichlich
A 2	2,2% (1 : 45)	gut	gut
B 1	3,3% (1 : 30)	mäßig	sehr gering
B 2	7,8% (4 : 51)	äußerst dürftig	sehr gering

innerhalb der Pflanze maßgebend ist; das relativ häufige Auftreten dreizähliger Sprosse auch an im übrigen sehr schwächlichen Pflanzen spricht dafür. Versuche, die Stoffverteilung innerhalb der Sprosse zu beeinflussen (durch Entblätterung von dreizähligen Sprossen, Unterdrückung der Achselknospen an dekussierten Trieben), hatten keinen Erfolg. — Einen Hinweis darauf, daß eine künstliche Beeinflussung der Blattzahl doch möglich ist, erblicke ich in folgender Beobachtung: Zweispitzige Blätter traten stets nur ganz vereinzelt auf (analog dem Verhalten von Dysophylla sowohl beim Übergang von zwei- zu dreigliedrigen Wirteln als ohne Änderung der Blattstellung). In einer Kultur (B 1), die eine Woche vor der Untersuchung an einen wärmeren, helleren Platz gebracht worden war und dort nochmals zu treiben begonnen hatte, entstanden indessen fast gleichzeitig an acht Sprossen solche zweispitzige Blätter (alle ohne Änderung der dekussierten Blattstellung), und zwar hatten zwei dieser Sprosse nacheinander zwei solche Blätter hervorgebracht, die übereinander (auf derselben Stengelflanke im n-ten und (n+2)-ten Knoten) standen, welch letzteres ebensowohl von einer mechanischen Beeinflussung als von einer Einseitigkeit der Stoffleitung verursacht sein könnte. Die Blattanlagen fand ich an den dreizähligen Sprossen stets äquidistant. — Einmal beobachtete ich (auf Mikrotomschnitten) an einem dreizähligen Sproß eine gipfelständige Pelorie, die mit Ausnahme des zweiblättrigen Gynaeceums (s. dazu 16, S. 498, Zeile 12 von unten!) nach der Sechszahl aufgebaut war. Ihr Diagramm nebst den zwei obersten Laubblattwirteln gibt Fig. 5 wieder. Es ist dabei zu bemerken, daß die Krone — nach der Anordnung der Zipfel zu schließen — nicht so völlig radiär war, wie es im Diagramm gezeichnet ist (Gefäßbündel, an denen man die Symmetrieverhältnisse deutlicher hätte erkennen können, waren noch nicht angelegt); ferner war eines der Blätter des obersten Laubblattwirtels mit einem seiner Ränder ein Stück weit mit einer der Kelchkanten verwachsen. Letzteres fand ich auch bei einer verkümmerten vierzähligen Gipfelpelorie an einem normalen Sproß. Auch bei dieser alternierte der Kelch mit den zwei obersten, zu einem Wirtel vereinigt gedachten, Laubblattwirteln. — Zweimal beobachtete ich am Gipfel dreizähliger Sprosse ein grünes, röhriges, dreizipfeliges, mit dem obersten Laubblattwirtel alternierendes Gebilde, das in seinem Innern nur einen vertrockneten Vegetationspunkt enthielt. (Der Vollständigkeit halber seien noch die übrigen von mir bei T. chamaedrys beobachteten Abnormitäten erwähnt: Mehrfach eine

Fig. 5.

über mehrere Internodien gehende Zwangsdrehung; einige Male — an normalen wie an dreizähligen Sprossen — blieben einzelne Internodien ganz kurz, so daß dadurch bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck vier- bzw. sechsgliedriger Wirtel erweckt wurde; einmal Übergang in Zweifünftelstellung).

IV. Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen an D. vert. (lebend) und anderen D.-Arten (Herbarmaterial)[1]).

a) Wurzel (D. vert.). Die Hauptwurzel der Keimpflanze ist von geringer Lebensdauer. Sofort nach der Bildung der ersten Laubblattwirtel entstehen (auch an nicht verpflanzten Exemplaren) an den Stengelknoten zahlreiche Adventivwurzeln, die sich nach dem Eindringen in den Boden reich verzweigen und im Verein mit den aus dem oberen Teil der Hauptwurzel entspringenden Nebenwurzeln sehr bald die früh verkümmernde Hauptwurzel überflügeln. Dem kurzen Dasein der Hauptwurzel entspricht ihre geringe anatomische Entwicklung; vor allem der diarche Zentralzylinder (die beiden Hadromsektoren durch einige Grundgewebszellen getrennt) bleibt ziemlich schwach, während die primäre Rinde durch den Besitz mehrerer durch einschichtige Radialwände getrennter, längs verlaufender Luftgänge, die zahlreiche innere Drüsenhaare enthalten, derjenigen der polyarchen Adventivwurzeln (Fig. 6) nahekommt. Die Wurzelhaube ist überall nur sehr schwach entwickelt, Wurzelhaare treten sehr spärlich an den in Luft befindlichen, reichlicher an den im Schlamm steckenden Teilen der Adventivwurzeln auf. Fertig ausgebildete äußere Drüsenhaare habe ich an den Wurzeln nie gefunden. In der primären Rinde aller dem Licht ausgesetzten Wurzeln bildet sich ziemlich viel Chlorophyll.

Fig. 6. (Die beigedruckte Maßlinie gibt, wo nichts anderes bemerkt, 0,1 mm an.)

b) Sproß. Den Verlauf der Blattspuren im Sproß von D. vert. zeigt — nach Aufhellungspräparaten ganz junger Sproßteile — das Schema Fig. 7 (mit Übergang von sechs- zu siebengliedrigen Wirteln). Weitere Bündel werden zwar früh angelegt, bleiben aber anfänglich sehr stark hinter den Blattspurbündeln zurück; später erlangen sie jedoch dieselbe Ausbildung wie die letzteren, so daß auf Schnitten

1) Bezüglich der Anatomie sei auf die Mayersche Arbeit (13) verwiesen, zu der dieser Abschnitt nur Ergänzungen und Berichtigungen bringt.

durch ältere Stengelteile mehr Bündel erscheinen, als man nach der höchsten Blattzahl des betreffenden Exemplars auf Grund des obigen Schemas erwarten sollte. Ebenso fand ich den Blattspurverlauf bei D. linearis, D. stellata, D. gracilis. Zwei Bündel treten aus jedem Blatt in den Sproß über bei D. auricularia und D. myosuroides (bei ersterer auch im Blattstiel die Zweiteilung des Bündels angedeutet); soweit an dem spärlichen und stark gepreßten Herbarmaterial erkennbar war, war hier der Blattspurverlauf im Stamm ähnlich dem von Briquet für Galeopsis, von Naegeli für Stachys gezeichneten (2, 7). D. quadrifolia nimmt eine Zwischenstellung ein. — Die Gewebeentwicklung im Zentralzylinder von D. vert. stimmt weitgehend mit der von Kostytschew (12) bei Mentha arvensis und anderen Labiaten beobachteten überein (s. Abb. dort!). Aus den zwischen den Bündelanlagen gelegenen Teilen des nur 2—3 Zellschichten dicken Prokambiumringes geht sehr bald ein typisches Reihenkambium hervor, dessen Tätigkeit jedoch eine sehr langsame ist. Auch in den kräftigsten beobachteten Sprossen[1]) bildete es während der ganzen Lebensdauer der Pflanzen nur 8—12 Schichten verholzter, ziemlich dünnwandiger, streng reihenweise angeordneter Elemente von rechteckigem Querschnitt. An Gefäßen wurden in den Bündeln beobachtet solche mit elliptischen Hoftüpfeln, Ringgefäße, Schraubengefäße (auch weite) und Übergänge zwischen letzteren. Spärlich Elemente mit kleinen spaltförmigen gekreutzen Hoftüpfeln. Das Leptom ist im wesentlichen auf die Bündel beschränkt, in den dazwischenliegenden Teilen tritt es nur in vereinzelten schwachen Strängen auf. Hartbast nur in Form wenigzelliger Stränge oder einzelner Faserzüge in Begleitung der Bündel. — Endodermis deutlich entwickelt, anfangs mit Casparistreifen, später allseitig verkorkt. — Mark bleibend, namentlich im Alter mit großen Interzellularen, in denen Drüsenhaare

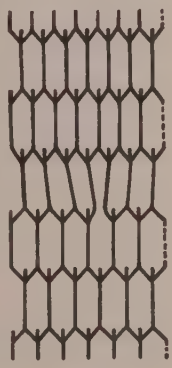

Fig. 7.

1) Die untersten Sproßpartien (dem anfänglichen dekussierten oder wenigzähligen Zustand der Pflanzen entsprechend) verkümmern ebenso wie die Hauptwurzel bald nach der Entstehung der Adventivwurzeln. Die unmittelbar über der Adventivwurzelzone gelegenen Stammteile sind die stärksten. Die einzelnen Gewebe hatten dort bei einem sehr üppigen Exemplar auf dem Querschnitt folgende Maße (radial):

Mark	5 mm
Leitbündel	0,8 „
zwischen d. Bündeln geleg. Teil d. Holzringes (Markstrahl)	0,2 „
Luftkammerteil der primären Rinde	3 „
Kompakt. Teil d. prim. Rinde + Epidermis	0,2 „

vorkommen, Zellen längsgestreckt, mit einfachen Zellulosewänden. — Die primäre Rinde entwickelt früh (etwa gleichzeitig mit der Anlage der Blattspuren) ein System von stark längsgestreckten Interzellulargängen, in denen sehr bald zahlreiche innere Drüsenhaare von der von Mayer beschriebenen Form mit ± kugeligem Kopf auftreten. „Innere Haare von Deckhaarform" (Mayer) fand ich bei meinem lebenden Material von D. vert. nie (s. unten!). In älteren Sproßteilen bietet die chlorophyllhaltige primäre Rinde das Querschnittsbild Fig. 8. Die Zellen des lakunösen Teils sind alle gleichartig, haben Zellulosewände und sind stark in radikaler Richtung gestreckt. Die Zellen des kompakten äußeren Teils der primären Rinde sind etwas kollenchymatisch ausgebildet, besonders in den Stengelkanten. Die Interzellulargänge haben eine bedeutende Länge, oft laufen sie durch ein ganzes Internodium; an den Knoten sind sie zwar durch ein kleinlückiges Gewebe unterbrochen, doch gelingt es trotzdem leicht, auch durch längere Sproßstücke Luft hindurchzublasen; sie tritt dabei an der Schnittfläche sowohl aus dem Mark wie aus der primären Rinde aus; durch Hindurchblasen kann man sich auch leicht von dem Zusammenhang zwischen den Interzellularensystemen von Sproß und Wurzel überzeugen. — Die Synfloreszenzstiele zeigen eine Hemmung der Interzellularenbildung in der primären Rinde (dies — weniger stark — an den Seitenzweigen auch in der vegetativen Region), innere Drüsenhaare jedoch auch hier massenhaft. Das Prokambium geht bei ihnen, meist ohne daß es zur Bildung eines Reihenkambiums gekommen wäre, in einen 2—3 Schichten dicken, die einzelnen Bündel verbindenden Ring aus langgestreckten, im Querschnitt ± polygonalen, verholzten Elementen mit allseitig mäßig verdickten Wänden über. Eine Förderung des Leptoms war in den Synfloreszenzstielen nicht zu beobachten. — Bei Kultur unter Wasser (im geringeren Grade gilt das auch für die Schattenkulturen) war die Gesamtausbildung des Stengels eine sehr viel schwächere. Weitaus am stärksten gehemmt erwies sich dabei das mechanische und Leitungsgewebe: Die bei Normalpflanzen sekundär zwischen die Blattspuren eingeschobenen Bündel blieben hier gänzlich hinter den ebenfalls schwach entwickelten Blattspuren zurück (so daß hier lange Zeit das Schema Fig. 7 gültig bleibt), die zwischen den Bündeln gelegenen Teile des Kambiumringes arbeiteten noch wesentlich langsamer als bei der Normalform. Verhältnismäßig viel weniger stark

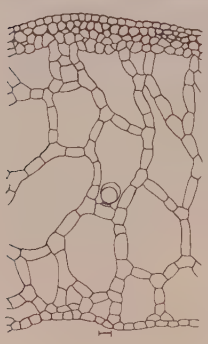

Fig. 8.

war die Hemmung der primären Rinde; innere Drüsenhaare traten auch hier sehr zahlreich auf. — Bei anderen D.-Arten beobachtete ich folgende Abweichungen in der Sproßanatomie: Verdickte, getüpfelte Zellen im Mark bei D. cruciata und D. myosuroides. — Stärkere Sklerenchymbeläge der Siebteile bei D. cruciata, D. myosuroides und D. linearis. — Schwache Entwicklung der Interzellularen, stärkere Kollenchymbildung in der primären Rinde bei D. auricularia, D. quadrifolia, D. myosuroides. Nur eine Schicht sehr großer Luftkammern bei D. gracilis, D. stellata, D. Koehneana. Stärkste Entwicklung der Luftkammern (im Vergleiche mit dem Zentralzylinder) bei D. crassicaulis (?); der kompakte Außenteil der primären Rinde beschränkt sich hier auf nur eine subepidermale Schicht großer dünnwandiger Zellen. Zellen mit schwachen netzigfaserigen Wandverdickungen in den Luftkammerscheidewänden der älteren Sprosse von D. gracilis bzw. stellata. Bei D. cruciata finden sich in alten Sproßteilen in den Scheidewänden der Luftkammern regellos zerstreut, nur gelegentlich zu kurzen Längszügen geordnet, massenhaft sehr auffällige Zellen von ± polyedrischer, meist isodiametrischer, selten etwas langgestreckter Gestalt, deren Kanten durch mächtige holzige[1]) Verdickungsleisten ausgesteift sind, während die Wandflächen zart bleiben und aus Zellulose bestehen; übrige Zellen der primären Rinde hier am trockenen Material stark gebräunt, geben jedoch Zellulosereaktion. — Ansätze zur Korkbildung beobachtete ich bei D. quadrifolia an den ältesten mir vorliegenden Sproßteilen in Gestalt zahlreicher Periklinalteilungen in der mittleren Zone der im übrigen durchgehends schwach kollenchymatisch ausgebildeten primären Rinde. Weiter vorgerückte Korkbildung, die hier jedoch vom Perizykel ausging, fand ich bei D. myosuroides (Fig. 9, oben jung, unten alt). Es werden dabei gleich zeitig nach innen auch große Interzellularräume gebildet, die vereinzelte Drüsenhaare enthalten. Ob das Wachstum der Endodermis bei dieser Art dauernd mit der Korkbildung Schritt hält, oder ob an älteren als den hier vorhandenen Exemplaren eine Zerreißung der Endodermis erfolgt, bleibt zu untersuchen.

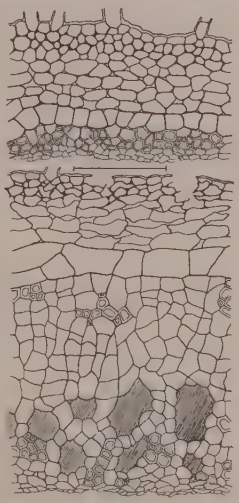

Fig. 9.

1) Keine Reaktion mit Phlorogluzin + HCl; jedoch starke Gelbfärbung mit Anilinsulfat; in Chlorzinkjod strohgelb.

c) Blatt. Bei der einfachen Form der fertigen Blätter bietet die Blattentwicklung von D. vert. nichts Besonderes. In den im Vergleich mit dem breiten flachen Vegetationspunkt schmalen Blattanlagen schreitet die Anlage des Hauptnerven von der Blattbasis gegen die Spitze vor; wenn diese erreicht ist (das tritt ein, wenn die Blattanlage eine Länge von etwa 1 mm erreicht hat), erfolgt eine Umkehrung der Entwicklungsrichtung insofern, als die weitere Differenzierung (Ausbildung der Spreitenflügel, Anlage der Blattzähne, Verzweigung der Nervatur, Anlage der Spaltöffnungen, Wellung der Epidermiszellwände, Entstehung der Interzellularen im Mesophyll) jetzt in basipetaler Richtung verläuft. Der Blattansatz ist in der Jugend mit einfachen Haaren (wie solche in größerer Menge und bleibend nur in der Synfloreszenz auftreten) besetzt, der Blattrand trägt anfangs eine Anzahl einzelliger kegelförmiger Haare, die ganze Blattanlage ist auf frühen Stadien mit sehr zahlreichen äußeren Drüsenhaaren versehen. Innere Drüsenhaare von der von Mayer als typisch für die Gattung beschriebenen Form und Insertion finden sich zahleich im Mesophyll[1]), ihre Anlage erfolgt gleichzeitig mit der Streckung der Palisadenzellen und Entstehung der Interzellularen.

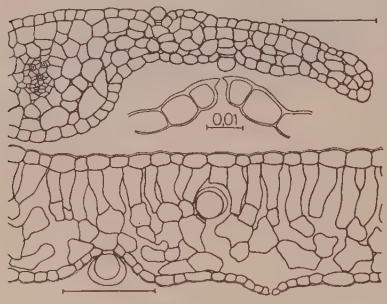

Fig. 10.

Blattquerschnitt s. Fig. 10 unten! Daß die Epidermis zellen der Blattunterseite im Schnitt meist von geringerer Breite als die der Oberseite erscheinen, dürfte mit der viel stärkeren Wellung ihrer Wände zusammenhängen. Spaltöffnungen mit Nebenzellen nach dem Labiatentyp; oberseits viel weniger zahlreich als unterseits, doch meist etwas größer. In der Querschnittsform der Schließzellen (Fig. 10 Mitte), die dem an Schwimmblättern und bei anderen Bewohnern feuchter Standorte beobachteten Typ entspricht (7, 14), wie in der Emporhebung der Spaltöffnungen stimmen Ober- und Unterseite überein. — Die

1) Die ökologische Bedeutung der inneren Drüsenhaare ist ebenso ungeklärt wie die der äußeren. Als Schutz gegen Tierfraß sind sie, was die mitteleuropäischen Schädlinge betrifft, jedenfalls nicht sehr wirksam. Wie kaum eine andere Pflanze der betreffenden Gewächshäuser wurde D. vert. hier von Wolläusen und der sogenannten „Weißen Fliege" der Gärtner (Kleinschmetterling) befallen, und bei Unterwasserkultur wurde sie von ganz kleinen Limnaeen (die den übrigen Pflanzen kaum schadeten) mit Vorliebe gefressen.

Blattspitze und die Blattzähne[1]) sind als Hydathoden mit schwach entwickeltem Epithem und einigen Wasserspalten auf der Blattoberseite (zuweilen auch einzelne auf der Unterseite) ausgebildet. Die Wasserausscheidung war auch bei Bodenwärme und im dampfgesättigten Raum sehr schwach; das ausgeschiedene Wasser breitete sich sofort kapillar aus. — Der Hauptnerv enthält etwa 15—20 Gefäße (wie auch im folgenden beziehen sich derartige Angaben stets auf den mittleren Teil des Blattes); Sklerenchym fehlt. Nur die 2—3 peripherstenSchichten der Mittelrippe zeigen schwache kollenchymatische Wandverdickungen; im übrigen sind ihre Zellen dünnwandig; in den weiten, langgestreckten Interzellularen gelegentlich Drüsenhaare. — An den Blättern der Blütenregion unterbleibt die Ausbildung der Blattzähne und Hydathoden, Spaltöffnungen treten beiderseits nur ganz vereinzelt auf. Behaarung (einfache, ein- bis fünfzellige Haare) sehr dicht, auch die äußeren Drüsenhaare zahlreicher als an den Laubblättern. Innere Drüsenhaare, wenigstens in den unteren Synfloreszenzdeckblättern trotz gehemmter Mesophyllentwicklung noch zahlreich angelegt. Nervatur sehr schwach. — Bei den Unterwasserblättern entspricht die gehemmte anatomische Differenzierung der geringen Größe (s. Abschnitt II e). Ihr Querschnitt (Fig. 10 oben) gleicht durch das Vorwiegen des mittleren Teils gegenüber den Spreitenflügeln und durch die geringe Mesophyllentwicklung sehr dem einer jungen Blattanlage. Innere Drüsenhaare habe ich hier nicht gesehen. Die Nervatur besteht aus nur einer Reihe von Maschen jederseits des Mittelnerven. Die Blattzähne (nur 1—2 jederseits) treten äußerlich wenig hervor, bekommen aber eine Nervabzweigung. Spaltöffnungen sind beiderseits gleich wenig vorhanden. — Schattenblätter und Primärblätter kommen in ihrer Mesophylldifferenzierung den normalen Laubblättern nahe. — Die Kotyledonen sind rundlich, ca. 1,5 mm lang, an der Spitze schwach ausgerandet; ihr Mesophyll besteht aus ziemlich gleichartigen Zellen, die Nervatur besteht aus 1—2 Reihen von je 1—3 Maschen jederseits des Mittelnerven; Spaltöffnungen beiderseits.

d) Blüte und Frucht. Schon solange die Blütenanlage von D. vert. noch einen ganz undifferenzierten rundlichen Höcker darstellt, zeigt sich eine bedeutende Förderung der adaxialen Seite. Dement-

1) Der Blattrand war an Normalpflanzen stets deutlicher gezähnt, als nach der Hookerschen Angabe ". . . leaves . . . quite entire or obscurely toothed" zu erwarten wäre. Da aber die Ausbildung der Zähne auch bei genetisch sicher einheitlichem Material mit der Gesamtausbildung der Blätter sehr schwankte, ist auf dieses Merkmal wohl kein großes Gewicht zu legen. In seltenen abnormen Fällen waren einzelne Blätter (aber nur an einzelnen Zähnen) bis halbwegs zur Mittelrippe eingeschnitten.

sprechend eilt zunächst das hintere Kelchblatt den übrigen, die in absteigender Reihenfolge schnell hintereinander entstehen, stark voraus; noch vor der Anlage der Blütenblätter jedoch wird dieser Unterschied bereits wieder ziemlich ausgeglichen. Auf gemeinsamer Basis wachsen die fünf flach gerundeten Kelchlappen in gleichem Maße in die Höhe wie der Blütenvegetationspunkt, der auch jetzt noch auf der adaxialen Seite höher als auf der abaxialen Seite ist und eine ziemlich ebene Oberfläche aufweist. In Oberansicht ist der Vegetationspunkt zunächst noch fünfeckig, wobei die hintere Seite die kürzeste ist. Sobald jedoch die Kronblattanlagen beginnen, sich deutlicher abzuheben, sind von Anfang an deren nur vier zu unterscheiden, von denen die hintere, die theoretisch zwei Anlagen entspricht, allerdings breiter als die übrigen ist. Die Anlage der Kronblätter erfolgt anscheinend ziemlich gleichzeitig. Die Knospendeckung ist absteigend. Fast zur gleichen Zeit mit der Corolle und auch unter sich gleichzeitig erscheinen die vier kreisrunden Staubblatthöcker, und zwar sind sie von den jüngsten Stadien an sofort an den Ecken eines Quadrates angeordnet. Die beiden Karpellanlagen treten unter sich gleichzeitig auf. Zweimal fand ich eine Blüte, bei der auch der Kelch nur viergliedrig war. — Die Aufblühfolge in der Synfloreszenz ist nicht sehr regelmäßig. Meist beginnt sie, was die Mittelblüten der Teilinfloreszensen betrifft, in einer mittleren Region und schreitet gegen Basis und Spitze der Synfloreszenz fort. — Die im übrigen sehr einfach gebaute Wand des regelmäßig fünfzähligen Kelches enthält ein dichtes System von Sklerenchymfaserzügen (Fig. 11; der sehr dichte Besatz des Kelches mit einfachen, ein- bis dreizelligen Haaren und mit Drüsenhaaren ist weggelassen). Diese treten zum Teil als Begleiter der Nerven auf, zum größeren Teil jedoch sind sie selbständig (Fig. 12; Kelch quer, Außenseite nach oben). In Flächenansicht stellen sich die einzelnen Fasern als bis 150 μ lang, wenig getüpfelt, oft unregelmäßig gekrümmt und an den Enden teils zugespitzt, teils stumpf dar; häufig biegen einzelne der Fasern aus dem Zuge der übrigen seitlich aus und endigen blind zwischen den Parenchymzellen. Die den Rändern der Kelchzipfel parallel laufenden

Fig. 11.

Fig. 12.

Sklerenchymzüge sind besonders mächtig, sie zeigen auf dem Querschnitt ca. 20 Sklerenchymzellen. Auffällig und auch in der Systematik verwandt ist das sternförmige Auseinanderspreizen der Kelchzähne bei der Fruchtreife. Es handelt sich dabei nicht um einen Wachstumsvorgang, da man durch Anfeuchten (mit destilliertem Wasser) und Austrocknenlassen den Vorgang des Öffnens und Schließens beliebig oft wieder hervorrufen kann. Besondere mikroskopisch sichtbare Strukturen, die die Bewegung veranlassen, habe ich nicht finden können. Daß die erwähnten Sklerenchymbildungen an dem Mechanismus aktiv beteiligt sind, erscheint schon nach ihrer Anordnung unwahrscheinlich, überdies treten sie auch bei manchen Arten, deren Fruchtkelche nicht spreizen (D. Helferi, D. Koehneana, D. crassicaulis [?]), fast in derselben Weise auf. Die fraglichen Strukturen werden anscheinend erst spät funktionsfähig, da die Kelche der Blüten beim Austrocknenlassen nicht spreizen. — Besonders starke Sklerenchymbildungen finden sich im Kelch von D. quadrifolia. Hier sind größerere Partien der Kelchinnenfläche von einer zusammenhängenden, aus 1—2 Lagen langer Fasern gebildeten Sklerenchymschicht ausgekleidet; stellenweise auch stärkere Stränge; außen 1—3 gewöhnliche Zellschichten, im unteren Teil des Kelches vereinzelt Spaltöffnungen. — Die Krone von D. vert. ist fünf- bis dreischichtig, ohne besondere Differenzierungen. Die an der Spitze einfächerigen Antheren sind in ihrer Anatomie normal. Erwähnung verdienen die eigenartigen, bei allen untersuchten Arten in der gleichen Form angetroffenen, 10—15 Zellen langen Haare (Spitze eines solchen Fig. 13), die den Bart in der Mitte der Filamente zusammensetzen; ihre „rosenkranzförmige“ (18) Gestalt kommt dadurch zustande, daß nicht nur die Zellen scharf gegeneinander abgesetzt sind, sondern daß auch die einzelne Zelle selbst mehrfach stark eingeschnürt ist; ihre Oberfläche ist fein gestrichelt. — Pollenkörner bei allen untersuchten Arten mit drei Furchen. — Diskus schwach entwickelt, ohne besondere anatomische Strukturen. — Die Wand der Klausen ist fünfschichtig; in mittlerem Alter bietet sie den Querschnitt Fig. 14 *w*. Die Schichten *a* und *c* werden später völlig zusammengedrückt; die fertige Fruchtschale besteht zum größten Teil aus der Schicht *b*, deren Zellwände

Fig. 13.

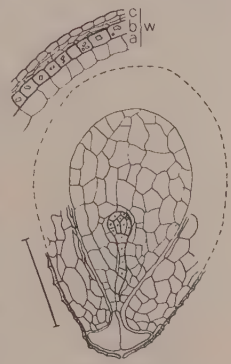

Fig. 14.

bis zum fast völligen Schwund des Lumens verdickt werden. — Der Nucellus der anatropen Samenanlagen besteht aus nur einer Schicht zarter, plattenförmiger Zellen, die schon bald nach der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle zerdrückt zu werden beginnen. Das Integument ist von Anfang an sehr üppig entwickelt, es besteht aus etwa fünf Schichten von Zellen, von denen die inneren groß und zartwandig sind, während die äußerste Schicht mehr abgeplattet ist und an ihren Innenwänden Verdickungsleisten anlegt. Der Embryosack ist anfangs am mikropylaren Ende kugelig angeschwollen. Die Antipoden erfahren keine weitere Entwicklung. Ein aus zwei großen inhaltsreichen Zellen bestehendes Mikropylarhaustorium breitet sich zwischen der äußersten Schicht des Integuments und dessen inneren Schichten seitlich etwas aus. Der heranwachsende gerade Embryo verdrängt zunächst vollständig das Endosperm, dann auch die inneren Schichten des Integuments. Als Reservestoff ist fettes Öl vorhanden. — Die Früchtchen machen nach dem Abfallen anscheinend noch eine Nachreife durch, da frisch geerntete viel langsamer keimen als ältere. Vom Licht ist die Keimung ziemlich unabängig. Am langsamsten erfolgt sie bei ganz im Wasser liegenden Samen; vorübergehendes kurzes Austrocknen dagegen wirkt beschleunigend; ebenso erzielte ich eine merkliche Beschleunigung durch Behandlung mit H_2O_2 (obwohl gerade hier später starke Pilzentwicklung). Bei gleichmäßiger Feuchtigkeit und 20 bis 30° Cels. keimten ca. ½ Jahr alte Samen — ziemlich gleichzeitig — nach 3 Wochen.

Anmerkung: Die Gattung D. bedürfte m. E. dringend einer systematischen Neubearbeitung unter Heranziehung anatomischer Merkmale zur Abgrenzung der einzelnen Arten. Ein solches Merkmal wäre z. B. das Vorhandensein oder Fehlen der von Mayer entdeckten „inneren Haargebilde von Deckhaarform". Mayer gibt diese an für D. crassicaulis, D. linearis und D. verticillata. An dem einzigen hier als D. crassicaulis Bth. liegenden Exemplar (das zuvor von Muschler auch schon als D. gracilis bestimmt war) fand ich keine der fraglichen Haargebilde; das betreffende Exemplar steht nicht im Widerspruch mit den von Hooker für diese Art gemachten (jedoch einen sehr weiten Spielraum lassenden) Angaben; eine Nachprüfung an anderen Exemplaren der Art erscheint daher wünschenswert. — Bei D. linearis fand ich die inneren Haare bei sämtlichen im hiesigen Staatsherbar unter diesem oder anderen Namen liegenden Exemplaren, soweit sie auch ihren äußeren Merkmalen nach mit den Hookerschen Angaben für D. linearis Bth. übereinstimmen. — Besonders unklar erscheint mir nach dem hiesigen Material

die Art D. verticillata. Die von mir kultivierten Exemplare zeigten völlige morphologische und anatomische Übereinstimmung (bes. auch in dem starken Spreizen des Fruchtkelches) mit einem Wallichschen Exemplar (Herb. monac., No. 5906, ex herb. Schultes; Sillet Monte); ebenfalls könnte das hiesige nicht aufgeblühte Exemplar 7565 (Ex herb. hort. bot. Petropolitani; Maximowicz, Iter secundum, Japonia Nagasaki, Simabara 1861) eine Schattenform dieser Art darstellen; unter Nr. 9242 liegt hier ferner (bei D. Helferi) ein von R. Muschler als D. vert. bestimmtes kümmerliches Exemplar (C. C. Hosseus, Reise nach Siam; Ban Jang, 7. Dez. 1905), das nach Habitus und Sproßanatomie allenfalls zu dieser Art gehören könnte, sich aber durch deutliche anliegende Behaarung der Blätter und nicht spreizenden Fruchtkelch von meinem lebenden Material unterscheidet. Die Exemplare 751 (Herb. Ind. Or. Hooker fil. & Thomson; Him. Bor. Occ. — von Mayer untersucht), 750 (do., Bengal, Coll. Bth.!), 752 (Herb. Hort. Bot. Calcuttensis; Khasia Hills; Det. Schultes) besitzen sämtlich innere Büschelhaare, ihre Fruchtkelche spreizen nicht; außerdem unterscheidet sich 752 von meinem Material durch den eigenartigen niederliegenden Wuchs, 751 durch die lockerer gebaute Synfloreszenz und die kürzeren breiteren Blätter. Mit D. linearis in der von Hooker gegebenen Umgrenzung lassen sie sich wegen der Verzweigung nicht vereinigen. Da mir indessen die inneren Büschelhaare ein wesentlicheres Merkmal abzugeben scheinen als die Verzweigung, möchte ich diese Formen doch eher an D. linearis als an D. verticillata anschließen. — Auch zwischen D. stellata Benth. und D. gracilis Dalz. ist nach dem hiesigen Material kein scharfer Unterschied zu finden, wie auch Hooker die letztere nur für eine Form der ersteren hält.

V. Beobachtungen an Stachys palustris L., Scutellaria hastifolia L., Mentha aquatica L., Preslia cervina Fresen. und ihren Unterwasserformen.

Die durch Unterwasserkultur hervorgerufenen Veränderungen der D. vert. erwiesen sich lediglich als Hemmungen der normalen Entwicklung. Es erschien mir daher von Interesse, noch einige andere sumpfbewohnende Labiaten, die ja auch in der Natur am ehesten durch Überschwemmungen usw. zu submersem Leben gezwungen werden, auf ihre Reaktionsfähigkeit gegenüber derart veränderten äußeren Verhältnissen zu prüfen. Während Glück (4) sein Augenmerk bei entsprechenden Versuchen nur auf morphologische Veränderungen richtete (mit Ausnahme einiger Angaben über Färbung und Behaarung), achtete ich mehr auf anatomische Unterschiede, besonders im Blattbau. Bei

den wenigen mir bekannt gewordenen Untersuchungen dieser Art verfolgten die Autoren entweder speziellere Fragen (z. B. François (3) in sehr eingehender Weise die Ausläuferbildung), oder sie verglichen nur die Unterwasserblätter mit den Landfolgeblättern (Schenck, Keller [17, 11]). Mir dagegen kam es vor allem darauf an, ob die bei Unterwasserkultur auftretenden Abweichungen spezifische Neubildungen seien oder ob es sich dabei nur um die Vorwegnahme oder Beibehaltung von Strukturen handele, die unter normalen Bedingungen in einer anderen Region der betreffenden Pflanzen vorkommen. Um etwaige Parallelen zwischen anatomischer und morphologischer Ausbildung hervortreten zu lassen, sind im folgenden — soweit ich nicht einfach auf die Darstellung Glücks verweisen konnte — kurz die Form- und Größenverhältnisse der untersuchten Organe mitangeführt.

Fig. 15. (½ nat. Gr.)

a) Stachys palustris L. 1. Die im Schlamm kriechenden Sprosse der Sumpfform tragen in gekreuzten Paaren abgerundet-dreieckige, oft etwas bräunliche Schuppen (Fig. 15a). Deren Nervatur ist der geringen Größe und physiologischen Bedeutung entsprechend schwach entwickelt (4—6 Gefäße im Hauptnerven; kein Kollenchym); das Mesophyll ist wenig differenziert; Haarbildungen fehlen; Spaltöffnungen sind auf der Oberseite etwa in gleicher bis größerer Anzahl vorhanden als auf der Unterseite (Fig. 16a).

2. Die über den Schlamm hinaustretenden Sprosse tragen zunächst einige Paare ebenfalls noch ungegliederter und in ihrer Anatomie den vorigen nahestehender Übergangsblätter (Fig. 15b).

3. Die Laubblätter sind in der ganzen überhaupt Laubblätter tragenden Region ziemlich gleichförmig ausgebildet (Fig. 15c). Der durch die herzförmige Ausbildung der Spreitenbasis stets deutlich abgesetzte Stiel bleibt kurz. Seine Herausmodellierung beginnt erst, wenn die jungen Blattanlagen, die bis dahin durchaus den Blattformen 2 und 4 gleichen, etwa 5 mm lang geworden sind. Das Querschnittsbild stellt Fig. 16b dar. Im Hauptnerven ca. 30 Gefäße; über und unter demselben 3—5 periphere kollenchymatische Schichten. An den Blattzähnen (mit entsprechender Nervaufteilung) oben und unten je 1—3 Wasserspalten. Die Behaarung besteht aus 1—2zelligen einfachen Haaren (oben etwa 5, unten etwa 10 pro qmm) und Drüsenhaaren mit einzelligem Köpfchen (oben etwa 2, unten etwa 4 pro qmm). Spaltöffnungen sind oberseits so gut wie nicht vorhanden, unterseits dagegen ca. 70—80 pro qmm.

4. Die mittleren und oberen Synfloreszenzdeckblätter (Fig. 15 d) stellen hinsichtlich ihrer äußeren Form lediglich auf frühen Stadien stehengebliebene Laubblattanlagen dar. Auch ihr Mesophyll ist weniger differenziert als bei den Laubblättern (Fig. 16 c). Das Nervennetz ist etwa ebenso dicht wie bei den Laubblättern, die Zahl der leitenden Elemente ist jedoch verringert. Auffällig ist, daß englumige Sklerenchymfasern, die im Laubblatt nur in der Begleitung der größeren Nerven vorkommen, im Deckblatt auch längs der kleineren Nerven (meist nur streckenweise) und sogar in selbständigen, beiderseits blind im Mesophyll endigenden Zügen von bis zu 1,5 mm Länge auftreten. Nur die Blattspitze ist zuweilen als Hydathode ausgebildet, im übrigen ist der Rand bloß durch die Basen der hier besonders stark (nach Zahl, Länge und Wanddicke) entwickelten Deckhaare (während Drüsenhaare mehr zurücktreten) modelliert. Die Spaltöffnungsverteilung ähnelt der der Laubblätter; nur am Rande und an der Spitze treten auch oberseits vereinzelte Stomata auf.

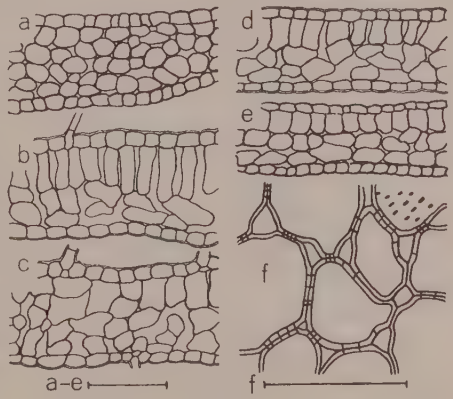

Fig. 16.

5. Die Vorblätter der Blüten erscheinen nur in Gestalt pfriemlicher, einige Zellreihen breiter, keinerlei Gewebedifferenzierung zeigender, aber gelegentlich einzelne Haare tragender Gebilde.

6. Die Seitenzweige beginnen meistens sofort mit normalen Laubblättern. Zuweilen jedoch bleibt ihr unterstes Internodium sehr kurz, und dann bleibt auch das unterste Blattpaar auf einem morphologisch wie anatomisch wenig differenzierten Stadium stehen. In diesem Fall zuweilen auch auf der Blattoberseite vereinzelte Spaltöffnungen.

7. An sehr schattig gehaltenen Sumpfexemplaren traten zunächst normale große Laubblätter auf (nur zarter gebaut); nach starkem Zurückschneiden bildeten die neuen Triebe dann durchweg, ehe sie wieder zur Bildung normaler Laubblätter übergingen, der Form 6 (auch anatomisch) sehr ähnliche Blättchen.

8. Die in feuchtem Zustand den Winter über der Sonne und dem Frost ausgesetzten Samen keimten im April (im Haus). Die Primär-

blätter (Fig. 15e, s. auch Irmisch [10]) zeigten durch ihren im Vergleich mit den Folgeblättern relativ viel bedeutender entwickelten Stiel morphologisch in gewissem Sinne einen höheren Grad von Differenzierung als die letzteren. In der Dichte des Nervennetzes, in der Behaarung (dagegen die Sprosse der Keimpflanzen besonders stark behaart) und in der Ausbildung der Hydathoden glichen sie ihnen, in der Ausbildung des Mesophylls (Fig. 16d) wie in der Zahl der mechanischen und Leitungselemente in den Nerven (im Hauptnerv etwa 15 Gefäße) jedoch blieben sie etwas hinter ihnen zurück. Spaltöffnungen traten auf beiden Blattflächen auf (oben etwa 20, unten etwa 60 pro qmm).

9. An Pflanzen, die in 30—60 cm tiefem Wasser gezogen wurden, traten Blätter auf, bei denen die herzförmige Ausgestaltung der Spreitenbasis unterblieb (f. submersa Glück, doch wurden die Unterwasserblätter meiner Pflanzen nicht so groß wie die von Glück beobachteten), und zwar trat diese Blattform (wie auch Glück beobachtete) auf sowohl an direkt unter Wasser ausgetriebenen Sprossen als auch an den unter Wasser weitergewachsenen Teilen von bereits auf dem Lande entwickelten und anfänglich mit normalen Laubblättern versehenen Sprossen. In der Dichte der Nervatur und in der Ausbildung der Hydathoden glichen sie 3., in der Mesophyllausbildung und in der Stärke der Nerven jedoch nahmen sie eine Zwischenstellung zwischen 8. und 10. ein. Spaltöffnungsverteilung ähnlich wie bei 10.

10. An denselben Exemplaren traten gegen Ende der Vegetationsperiode auch vereinzelt kümmerliche Seitensprosse mit kurzen Internodien auf, welche Blätter trugen (bis 6 Paare), die durch die rundliche Form der Breite und den verhältnismäßig langen, deutlich abgesetzten Stiel stark an die Primärblätter erinnerten, jedoch meist viel kleiner blieben. Dichte des Nervennetzes normal, Zahl der Gefäße im Hauptnerven nur ca. 4—8. Mesophyll sehr primitiv (Fig. 16e). Deckhaare fehlen. Spaltöffnungen beiderseits, oben ca. 15, unten 55 pro qmm.

11. Mehrfach entwickelten sich an nachträglich unter Wasser gebrachten Exemplaren auch die Achselknospen der oberen Blattpaare zu Ausläufern, welche mit etwas weniger primitiven Blättchen als die gewöhnlichen im Schlamm kriechenden Ausläufer versehen waren (Fig. 15g).

Unter den bei Unterwasserkultur auftretenden Abweichungen im Blattbau erscheint als die sonderbarste das Auftreten von Spaltöffnungen (s. auch 5, S. 59f.) auf der sonst völlig spaltöffnungsfreien Blattoberseite (bei nicht wesentlich veränderter Gesamtzahl der Spaltöffnungen auf 1 qmm Oberseite + 1 qmm Unterseite), um so mehr, als diese Förderung in einem Punkt mit einer Hemmung in anderen Punkten

(Behaarung, Mesophylldifferenzierung, Zahl der Leitungs- und Festigungselemente) Hand in Hand geht. Als eine direkt durch das Medium selbst bedingte Erscheinung kann man diese Änderung der Spaltöffnungsverteilung nicht betrachten, da auch andere, in Luft befindliche Blattorgane (8, andeutungsweise auch 6 und 7) in derselben Weise von den typischen Laubblättern abweichen. Ein Unterschied im Bau der Einzelspaltöffnung ergab sich nicht zwischen Ober- und Unterseite. — Wie die Unterwasserblätter, so zeigen sich auch die Unterwassersprosse in ihrer Entwicklung gehemmt. Auf das Fehlen der Behaarung an submersen Sprossen hat schon Glück hingewiesen. Die Bildung von Kollenchym in den Stengelkanten (welche dadurch auch äußerlich nicht mehr so scharf hervortreten) findet bei der submersen Form nur in unbedeutendem Maße statt. Die Holzbildung ist eine sehr viel schwächere als bei der Landform. Perizyklische Sklerenchymbildungen sind bei der Wasserform kaum vorhanden. Die primäre Rinde bleibt bei der Wasserform ebenfalls auf einem primitiveren Stadium stehen als bei der Landform. Bei letzterer wird (in den mittleren Internodien) die primäre Rinde von unregelmäßig über den Querschnitt verteilten luftgefüllten Längskanälen durchzogen, während bei der submersen Form in gleichalterigen Internodien die rundlichen Zellen der primären Rinde im allgemeinen ziemlich gleichmäßig über den Querschnitt verteilt erscheinen, und zwar zahlreiche, aber kleinere und nicht in diesem Maße zu Längszügen geordnete Interzellularen zwischen sich lassen. Übrigens wird auch bei der Landform die Kontinuität der weiten Interzellulargänge in den Knoten ziemlich unterbrochen. — Derart weite Luftkanäle, wie sie Briquet (1) für Stachys palustris abbildet, habe ich bei der von mir kultivierten Form nirgends beobachtet. Lediglich in den 2—3 untersten Internodien besonders kräftiger Sumpfexemplare fand ich Hohlräume von ähnlichen oder größeren Ausmaßen (von der Epidermis durch 3—5 kompakte Rindenzellschichten getrennt), die indessen rhexigener Entstehung und demgemäß mit den Resten der zugrunde gegangenen Zellen ausgekleidet waren, wie François das schon für alte Ausläuferteile beschrieben hat; dort habe auch ich sie beobachtet; ferner sah ich dort in den ältesten Abschnitten in der subepidermalen Schicht gelegentlich zahlreiche Periklinalteilungen, während ich an den Luftsprossen auch in den untersten Teilen (die aber auch immer noch jünger als die betreffenden Ausläuferteile waren!) nie Ansätze zur Korkbildung fand. — Das Mark ist bei Wasser- wie Luftsprossen hinfällig, in den Knoten bleiben jedoch Diaphragmen erhalten, die aus 3—6 Zellschichten bestehen. Bei der Landform haben diese Zellen

stark verdickte, von vielen einfachen Tüpfelkanälen durchzogene Wände und enthalten im Innern massenhaft Ca-Oxalatnadeln; bei der submersen Form sind höchstens einzelne Zellen oder Zellgruppen der Diaphragmen derart ausgebildet, die Mehrzahl jedoch ist dünnwandig und enthält Chlorophyll. Da in beiden Fällen zwischen den Zellen zahlreiche, namentlich bei der Landform eigenartig gestaltete Interzellularen frei bleiben (Fig. 16 f), sind die Diaphragmen für Gase gut durchlässig. Bläst man durch ein mehrere Internodien langes Sproßstück, so sieht man unter Wasser die Blasen ausschließlich aus der Markhöhle, nicht aber aus der primären Rinde austreten.

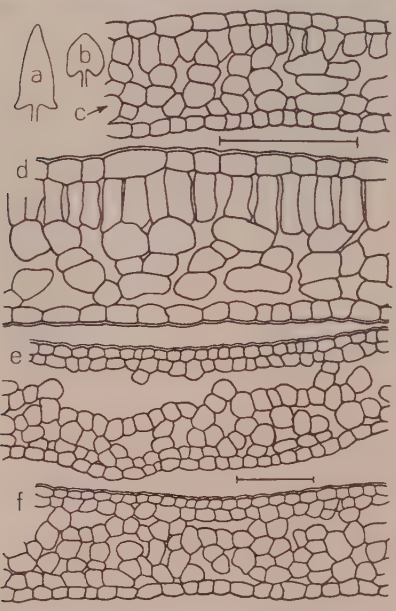

Fig. 17.

b) Scutellaria hastifolia L. Außer den ungegliederten Schuppen der im Schlamm kriechenden Ausläufer, die morphologisch wie anatomisch ganz denen von Stachys gleichen, kamen bei dieser Art nur zwei Grenzblattformen zur Beobachtung (Fig. 17 a u. b). Bei in feuchter Erde im Schatten gewachsenen, üppig verzweigten, aber sterilen Exemplaren trat Form a (in der Größe der Figur) als Folgeblatt auf; desgleichen erschien diese Blattform, aber nur etwa halb so groß, bei im Schlamm wurzelnden, sehr sonnig stehenden Exemplaren (die auch in ihren übrigen Maßen stets viel kleiner als die Schattenform blieben und erst im Herbst einige Seitentriebe bildeten, jedoch reichlich blübten). Die mehr rundlichen Blätter b fanden sich (natürlich mit allen Übergängen zu a) an den frisch aus dem Boden tretenden Trieben (Keimpflanzen habe ich leider nicht gesehen), am Grunde der Seitenzweige und an der Unterwasserform. Hinsichtlich der Blattanatomie scheint die Art ziemlich stabil zu sein. Auch an der Wasserform ist noch eine deutliche palisadenartige Streckung der obersten Mesophyllschicht wahrzunehmen (Fig. 17 c; 17 d = normal), noch stärker ist diese bei den anderen, in der Luft gebildeten Blättern vom Typ b. Die Schattenform

kommt in der Mesophylldifferenzierung völlig der sonnig gehaltenen Sumpfform gleich. In der Dichte der Nervatur ergaben sich keine Unterschiede, die Zahl der leitenden Elemente war bei der submersen Form wenig geringer als bei der Landform; Sklerenchym und Kollenchym nirgends; Hydathoden bei allen Blattformen gleich wenig (eine in der Blattspitze, je 1—2 in den basalen Zipfeln). Hinsichtlich der Spaltöffnungsverteilung liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei der vorigen Art: an den Folgeblättern der Landform (Sonne wie Schatten) oberseits gar keine Spaltöffnungen, unterseits ca. 130 pro qmm; an den Unterwasserblättern oberseits ca. 40, unterseits ca. 100 Spaltöffnungen pro qmm. Die ersten Blätter der Seitenzweige und des ersten Austriebes bildeten Übergänge zwischen den beiden Verteilungstypen. Alle Stomata voll ausgebildet, mit Nebenzellen nach dem Labiatentyp, Doppelspaltöffnungen überall nicht selten, Größe überall gleich, Verschluß stets durch Berührung der Bauchwände. Die Änderungen in der Achsenstruktur bei Unterwasserkultur verliefen gleichsinnig mit denen von Stachys: Ein geschlossener Holzkörper wurde bei den submers gezogenen Exemplaren nicht gebildet; perizyklinische Stereiden (bei der Landform auch nur einzelne Fasern) fehlten gänzlich. Die Hemmung des Kollenchyms in den Stengelkanten war nicht so stark wie bei Stachys. In der primären Rinde der Normalform entsteht schon in den mittleren Internodien in jeder Stengelflanke — außer zahlreichen kleineren, mehr zentral gelegenen Kanälen — schizogen ein großer schmaler Interzellulargang (Fig. 17 e), meist zwischen der äußersten und zweitäußersten Rindenschicht, während bei gleichaltrigen Unterwasserexemplaren auch im ältesten Internodium die Bildung dieses großen Hohlraumes kaum erst angedeutet ist (kleinere Interzellulargänge jedoch auch hier zahlreich). (Fig. 17 f. — Selbstverständlich wurden in beiden Fällen die Schnitte durch die Mitte der betreffenden Internodien gelegt, da man in der Nähe der Knoten auch bei der Landform ähnliche Bilder wie f trifft.) Bei den im Schlamm kriechenden Sprossen der Sumpfform zeigt sich eine noch stärkere Reduktion von mechanischem und Durchlüftungssystem als bei submersen Sprossen.

c) Mentha aquatica L. Die von mir kultivierten Exemplare dieser Art stimmten hinsichtlich ihrer äußeren Gestaltsverhältnisse völlig mit den von Glück und François gemachten Angaben überein. Hinzufügen möchte ich, daß die Primärblätter der Keimpflanzen (die Keimung erfolgte — im Haus — noch im gleichen Herbst wie die Samenreife) in ihrer rundlich-dreieckigen Form wie in der Größe weitgehend den Ausläuferblättern (Primärblättern Glücks) ähnelten; nur waren sie viel

zarter. Anatomische Beobachtungen über M. aquatica finden sich mehrfach: Schenck hat festgestellt, daß bei der submersen Form die Mesophylldifferenzierung gehemmt ist, das Gleiche beschreibt Keller. Die weitere Angabe Kellers, daß die Spaltöffnungen der Unterwasserblätter unter das Niveau der Epidermis versenkt seien, konnte ich an meinem Material nicht bestätigen[1]): Sämtliche Spaltöffnungen, sowohl bei Wasser- als bei Luftblättern, lagen etwa in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen oder waren gelegentlich sogar etwas darüber erhöht. Auch in der Form der Epidermiszellen konnte ich zwischen ausgewachsenen Luft und Wasserblättern keine solchen Unterschiede beobachten wie Keller; jedoch waren an ein und derselben Stelle des Blattes die Zellen der Unterseite meist stärker gewellt als die der Oberseite. — Auf das Vorkommen von Spaltöffnungen auf beiden Seiten der Blätter an submersen Ausläufern hat François bereits hingewiesen. Ebenso verhalten sich nach meinen Beobachtungen die Blätter der orthotropen Unterwassersprosse (oben ca. 15, unten ca. 30 pro qmm, darunter vereinzelt auch solche, bei denen bei normaler Größe der Schließzellen der Spalt nur etwa $^1/_4$—$^1/_3$ der normalen Länge hatte). Ferner traten Spaltöffnungen in geringer Zahl noch auf auf der Oberseite der Schuppen der im Schlamm kriechenden Ausläufer, der Primärblätter der Keimpflanzen, der Blätter der Landausläufer und der unteren Laubblätter der aufrechten Landsprosse. Bei den oberen Laubblättern jedoch ist die Oberseite durchaus spaltöffnungsfrei (14). Die Unterseite dagegen trägt zahlreiche Spaltöffnungen (bis ca. 150 pro qmm).

1) Es bleibt indessen die Möglichkeit, daß es bei der ja formenreichen M. aquatica auch Rassen gibt, die auf das Untertauchen verschieden reagieren, oder daß feinere Differenzen in den physikalischen und chemischen Faktoren der Gewässer auch verschiedene Ausbildung der Unterwasserformen bewirken können. Folgende Beobachtung bestärkt mich in dieser Vermutung: Am Rande eines der Quelltrichter des Großen Ostersee (Obb.) fand ich in ca. 60 cm tiefem, klarem, kalkreichem Wasser eine submerse Form, die, da von Labiaten am Ufer nur M. aquatica (von meiner Landform nicht verschieden) stand, sicher zu dieser Art gehörte. In der Blattform stimmte sie völlig mit den von mir gezogenen Unterwasserexemplaren überein, doch waren ihre Blätter wesentlich dicker, was auf einer bedeutenderen Größe der einzelnen Zellen beruhte; eine weitergehende Differenzierung des Mesophylls als an meinem Material war jedoch nicht zu beobachten. Auch hinsichtlich der Spaltöffnungen ergaben sich keine Unterschiede. Der Sproß dieser Form wich von dem der meinigen und von dem der von Keller beschriebenen Form durch eine etwas stärkere Holzbildung ab, vor allem aber durch die fast völlige Unterdrückung des Kollenchyms in den Stengelkanten und durch eine auffallend starke Entwicklung der Interzellulargänge in der primären Rinde. — Der Versuch, diese Form unter den gleichen Bedingungen wie meine übrigen Pflanzen weiter zu ziehen, mißlang leider.

Der Schließungsmodus aller Spaltöffnungen (Bauchwand) ist derselbe. Bezüglich der Sproßanatomie und ihrer Veränderungen kann ich auf die Angaben und Figuren bei Keller und François hinweisen, aus denen sich wie aus meinen eigenen Beobachtungen ergibt, daß, abweichend von dem Verhalten der beiden vorigen Arten, bei M. aquatica mit der Hemmung des Festigungs- und Leitungssystems eine Förderung des Interzellularensystems in der primären Rinde der untergetauchten Exemplare Hand in Hand geht (aber auch hier die von Briquet (1) für die Landform angegebene Unterbrechung der Längskanäle in den Knoten durch ein Gewebe mit unregelmäßigen Interzellularen). — Noch stärker gefördert wird das Interzellularensystem der primären Rinde bei der submersen Form von

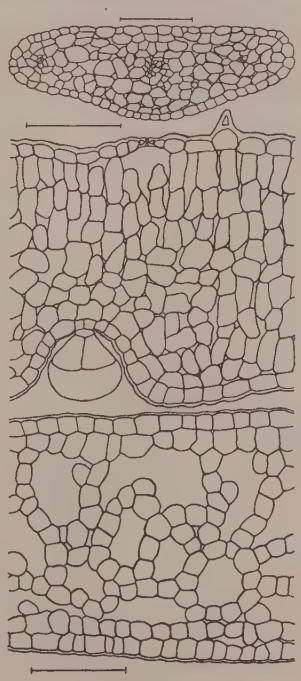

Fig. 18.

d) Preslia cervina Fresen., wie diese Art überhaupt als einzige von den vier untersuchten eine habituell wie in ihrer Anatomie wesentlichere Abweichungen von der Landform zeigende typische Unterwasserform (f. submersa Glück) hervorbrachte, obwohl die Landform einen geradezu xeromorphen Eindruck macht. Zu Glücks eingehender Darstellung der morphologischen Verhältnisse im folgenden einige anatomische Details: Die Samen keimten zum größten Teil etwa 14 Tage nach der Aussaat. Die sehr kurzlebigen ersten Blätter nach den Kotyledonen (auch durch Zerstörung des Stammvegetationspunktes konnte ich sie nicht zu längerem Leben und weiterer Differenzierung bringen) waren linealisch, etwa 3—4 mm lang und 0,5 mm breit. Ihren Querschnitt, der ganz mit dem junger, noch indifferenter Anlagen von Land- wie von Wasserfolgeblättern übereinstimmt, zeigt Fig. 18 oben. Die Nervatur bestand aus nur einer Reihe von 4—7 Maschen jederseits des nur zirka fünf Gefäße führenden Hauptnerven. Blattzähne (mit entsprechend verbreiterten Nervenendigungen; Wasserspalten nicht immer mit Sicherheit zu beobachten) waren jederseits nur 1—2 angelegt. Die Behaarung bestand aus einigen dünnwandigen kegelförmigen Haaren

am Blattrand und aus wenigen kaum eingesenkten Drüsenhaaren mit einzelligem, kugeligem oder schlauchförmigem Köpfchen auf beiden Blattflächen. Spaltöffnungen (normal ausgebildet) fand ich auf der Oberseite fast doppelt so viel wie auf der Unterseite. — Die Folgeblätter der Landform (sonnig gehalten) sind in ihrem basalen Drittel ziemlich flach mit deutlich hervortretender Mittelrippe, in ihrem vorderen Teil dagegen stark rinnig nach oben gekrümmt, ohne merklich hervortretende Mittelrippe. Ihr Querschnitt (Fig. 18 Mitte) zeigt beiderseits eine ziemlich starkwandige Epidermis mit dicker, runzliger Kutikula und durchgehends ein dichtes, etwa fünf- bis achtschichtiges Mesophyll, aus ziemlich gleichartigen, größtenteils ± palisadenartig gestreckten Zellen bestehend. Der Mittelnerv enthält etwa 15 Gefäße, die äußersten Zellschichten unter und über ihm zeigen schwach kollenchymatische Ausbildung. Die normal gebauten Spaltöffnungen sind beiderseits in etwa gleicher Häufigkeit vorhanden. Behaarung: ein- bis zweizellige, dickwandige, kurz-kegelförmige Haare, besonders auf der Oberseite (mit geperlter Kutikula); tief eingesenkte Drüsenhaare mit einzelligem schlauchförmigen Köpfchen ebenfalls besonders auf der Oberseite; große, makroskopisch sichtbare (Glück), blasige, tief eingesenkte Drüsen vorwiegend auf der Unterseite. — Die Vorblätter der äußeren Blüten (die der inneren rudimentär) jeder Hälfte eines Scheinquirls größtenteils zu einem mehrspitzigen, im basalen Teil einheitlichen Gebilde verwachsen, das anatomisch den gewöhnlichen Laubblättern gleicht. — Die Blätter an den über dem Wasserspiegel emporragenden Ästen der Seichtwasserform sind flach, größer (besonders breiter) und dicker als die Blätter der Landform, die Haarbildungen stehen weniger dicht, das Mesophyll ist etwas lockerer. — Die flachrinnigen, spitzen, schmalen Unterwasserblätter zeigen eine wesentlich höhere Mesophylldifferenzierung, es kommen in diesem zahlreiche große Interzellulargänge von bis zu 1 mm Länge zur Entwicklung (Fig. 18 unten). Die Dicke der Epidermiszellaußenwände ist etwas geringer als bei der Landform, aber immer noch beträchtlich für eine submerse Form. Die Kutikula ist glatt. Spaltöffnungen sind auf der Oberseite etwas zahlreicher als auf der Blattunterseite; zuweilen läßt sich an ihnen eine Förderung der äußeren Kutikularleiste der Schließzellen beobachten, der Verschluß erfolgt jedoch stets unter Beteiligung der Bauchwände. Die dickwandigen Haare sowie die blasigen Drüsenhaare fehlen den Unterwasserblättern, schlauchförmige Drüsen sind jedoch auch hier zahlreich vorhanden, nur nicht so stark eingesenkt wie bei der Landform. Der Mittelnerv enthält etwa 10 Gefäße, kollenchymatische Verdickungen in den äußersten Zell-

schichten der Mittelrippe auch hier (aber schwächer) vorhanden. In der Dichte der Nervatur kommen die Unterwasserblätter, was die geschlossenen Maschen betrifft, den Luftblättern fast gleich, dagegen sind freie Nervenendigungen in den Maschen bei ihnen sehr viel weniger vorhanden als namentlich bei den Luftblättern der Seichtwasserform, bei denen solche, vielfach aus dem Niveau der übrigen Nervatur etwas nach oben oder unten ausbiegend, besonders reichlich vorhanden sind. — Wie auch Glück beobachtete, haben die Unterwasserblätter äußerlich eine große Ähnlichkeit mit den ersten Blättern frisch über die Erdoberfläche tretender Sprosse (auch wenn die Erde ziemlich trocken); eine anatomische Ähnlichkeit (in dem Auftreten von größeren Interzellularen) konnte ich höchstens in dem basalen Teil dieser Erstlingsblätter feststellen; etwas weiter ging diese Ähnlichkeit an den ersten Blättern im Dunkeln ausgetriebener Rhizome. — In den Sprossen erweist sich bei submerser Kultur die Holzbildung sehr gehemmt, desgleichen bleibt das periphere Kollenchym sehr schwach. Perizyklisches Sklerenchym fehlt beiden Formen. In der primären Rinde ergibt sich bei der Wasserform eine ganz gewaltige Förderung des Lufkammersystems, das jedoch auch bei der Landform schon relativ stark entwickelt ist. Fig. 19 zeigt Schnitte aus gleichaltrigen Internodien der Unterwasserform und einer sehr trocken gehaltenen Landform. Bei der Landform zeigen die langgestreckten Zellen, welche die Kammerwände zusammensetzen, zum großen Teil eine netzig-faserige (Zellulose) Verdickung ihrer Wände, die Verteilung dieser Zellen unter den gewöhnlichen ist eine ganz unregelmäßige; bei der Unterwasserform habe ich auch in den ältesten Sproßteilen nie solche verdicktwandige Zellen gesehen. Die großen Interzellulargänge haben zum Teil die Länge eines ganzen Internodiums; in den Knoten sind sie jedoch (auch in

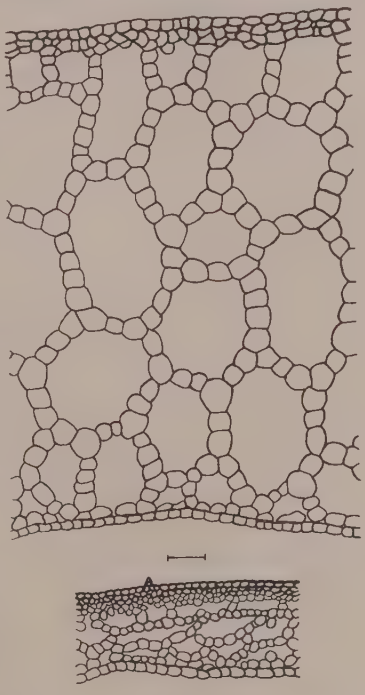

Fig. 19.

den jeweils blattfreien Seiten) durch kleinlückiges Gewebe unterbrochen. Das Mark enthält bei der Unterwasserform größere und deutlicher zu Längszügen angeordnete Interzellularen als bei der Landform.

Zusammenfassung.

Die in Ostasien verbreitete (und in einer Art bis nach Australien reichende) Labiatengattung Dysophylla ist dadurch bemerkenswert, daß sie eine der wenigen Gattungen dieser Familie ist, in der Arten mit normalerweise mehrgliedrigen Blattwirteln vorkommen. Außerdem sind mehrere ihrer Arten Sumpfbewohner und dürften auch dadurch unter den in der Mehrzahl der Arten an trockenen Standorten wachsenden Labiaten ein gewisses Interesse beanspruchen. Eine solche sumpfbewohnende, mit mehrblättrigen Wirteln ausgerüstete Art, D. verticillata Benth., ist nun erstmals an lebendem Material untersucht worden, im Vergleich mit einigen anderen systematisch, morphologisch oder der Lebensweise nach nahestehenden Labiaten. Außer morphologischen und anatomischen, im Text nachzusehenden Details ergaben sich dabei folgende Punkte von allgemeinerem Interesse:

1. Trotz der großen Regelmäßigkeit, mit der Dysophylla verticillata in der Jugend noch die normale Dekussation zeigt, ist es schwierig, sie zu deren Beibehaltung auf späteren Stadien zu veranlassen. Die Zahl der Blätter im Wirtel erscheint weitgehend unabhängig von der Ausbildung des Einzelblattes, wie von der der Gesamtpflanze. (In analoger Weise scheint auch bei Teucrium chamaedrys das Auftreten dreigliedriger Blattwirtel unabhängig von dem Ernährungszustand der Gesamtpflanze zu sein.) Der Übergang von Dekussation zu mehrgliedrigen Wirteln vollzieht sich einfach in der Weise, daß an dem Orte einer bei der Dekussation zu erwartenden Blattanlage jetzt deren zwei oder mehr entstehen. Die darauf beruhende, in der Übergangszone stets zu beobachtende Anordnung der jungen Blätter eines Wirtels in zwei opponierten Gruppen wird in der Regel nachträglich zugunsten einer äquidistanten Verteilung reguliert. An den Vegetationspunkten älterer Pflanzen entstehen die Blätter von vornherein äquidistant.

2. Eine systematische Neubearbeitung der Gattung Dysophylla unter Verwertung anatomischer Merkmale (die jedoch zuvor auf ihre eventuelle Abhängigkeit von äußeren Bedingungen zu prüfen wären!) erscheint wünschenswert. Besonders die Frage, inwieweit das Vorhandensein oder Fehlen „innerer Haargebilde von Deckhaarform“ zur Abgrenzung von D. verticillata und D. linearis dienen kann, wäre näher zu untersuchen.

3. Es wurden die anatomischen Veränderungen untersucht, die D. verticillata und vier andere vergleichsweise herangezogene Sumpflabiaten bei Kultur unter Wasser erfahren, wobei besonders darauf geachtet wurde, ob die dabei auftretenden Strukturen der Folgeblätter etwa übereinstimmen mit Strukturen, die an den Normalexemplaren in einer anderen Region der Pflanze vorkommen. — Bei D. verticillata gleichen die Unterwasserblätter anatomisch jungen Blattanlagen (doch sind sie bedeutend länger). Die Primärblätter kommen anatomisch den Folgeblättern nahe. — Bei Stachys palustris, Scutellaria hastifolia und Mentha aquatica ähneln die Unterwasserblätter morphologisch (Glück) wie anatomisch den ersten Blättern des neuen Austriebs der Landform, und bei Stachys und Mentha auch den Primärblättern der Keimpflanzen; diese Ähnlichkeit erstreckt sich zum Teil auch auf Merkmale, in denen diese Erstlingsblätter einen höheren Differenzierungsgrad erreichen als die Landfolgeblätter (Spaltöffnungen auf der Blattoberseite!). — Bei Preslia cervina ist die Übereinstimmung der (gegenüber den Landfolgeblättern auch anatomisch sehr stark veränderten) submersen Blätter mit den ersten Blättern des neuen Austriebs der Landform (Glück) im wesentlichen auf die äußere Gestalt beschränkt. Die Primärblätter der Keimpflanzen von Preslia ähneln morphologisch wie anatomisch frühen, noch indifferenten Entwicklungsstadien der Folgeblätter der Land- wie der Wasserform. — Im Sproß ist überall bei Unterwasserkultur die Entwicklung des mechanischen Systems gehemmt. — Das lakunöse Rindenparenchym erweist sich bei der Unterwasserform gehemmt bei Stachys palustris und Scutellaria hastifolia (wie überhaupt bei diesen Arten die Unterwasserform den Charakter einer Kümmerform trägt), gefördert bei D. verticillata, Mentha aquatica und vor allem bei Preslia cervina.

Literatur.

1) Briquet, J., „Les labiées des alpes maritimes“ I u. II. (In E. Burnat, „Matériaux pour servir à l'histoire de la flore des alpes maritimes“), Genf und Basel 1891 und 1893.

2) — „Labiatae“ in Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ IV 3a, Leipzig 1897.

3) François, L., „Recherches sur les plantes aquatiques“. Ann. d. sc. nat., 9e série, T. VII, Paris 1908.

4) Glück, H., „Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse“. 2. Teil: „Die Uferflora“. Jena 1911.

5) Goebel, K., „Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen". Leipzig und Berlin 1908.
6) — „Organographie der Pflanzen". 1. Teil, 3. Aufl., Jena 1928.
7) Haberlandt, G., „Physiologische Pflanzenanatomie". 5. Aufl, Leipzig 1918.
8) Hegi, G., „Illustrierte Flora von Mitteleuropa". Bd. V, 4. Teil, München.
9) Hooker, J. D., „The Flora of British India". Vol. IV, London 1885.
10) Irmisch, Th., „Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen". 2. Abtlg. (Die Keimung usw. der Labiaten), Halle 1856.
11) Keller, R., „Über die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser". Biol. Zentralbl. XVII, 1897, S. 99 ff.
12) Kostytschew, S., „Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme". Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. XL, 1. Abtlg., Dresden 1924.
13) Mayer, Fritz, „Systematisch-anatomische Untersuchung der Pogostemoneae Reichenb. unter besonderer Berücksichtigung der inneren Drüsen von Pogostemon und Dysophylla sowie der Patschuli-Droge". Dissertation, Erlangen 1909.
14) Nilsson-Ehle, H, „Spaltöffnungsstudien bei schwedischen Sumpfpflanzen". Lunds Universitets-Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 10, Lund und Leipzig 1914.
15) Penzig, O., „Pflanzenteratologie". 2. Aufl., Bd. III, Berlin 1922.
16) Peyritsch, J., „Über Pelorien bei Labiaten". Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Klasse, Bd. LXII, 1. Abtlg., Wien 1870.
17) Schenck, H., „Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen". (Ber. d. D. Bot. Ges. 1884.)
18) Schnizlein, in „Flora", S. 612, Regensburg 1856.
19) Wagner, Rudolf, „Über Roylea elegans Wall.". Österr. Bot. Zeitschr. LII, Wien 1902.

Über den Bau der blühenden Sprosse von Streptopus Mich.

Von **Wilhelm Troll** (München).

Mit 6 Abbildungen im Text.

Die blühenden Sprosse[1]) von Streptopus amplexifolius (L.) DC. sind durch eine eigenartige Anordnung ihrer Blüten ausgezeichnet. Diese entspringen nämlich nicht, wie man erwarten sollte, aus den Achseln der Blätter, sondern frei an der Sproßachse jeweils einer Blattinsertion gegenüber. Das ist namentlich von den Floristen vielfach übersehen worden, z. B. wenn es bei Döll (2, S. 381) heißt: „Blüten gestielt, nickend, meist einzeln in der Achsel der Laubblätter." Auch Baker gibt in seiner Revision der Asparagaceae für Streptopus amplexifolius an: „Flores in axillis foliorum solitarii vel bini" (1, S. 591). Nach Hegi (8, S. 268) sind zwar die Blütenstiele blattwinkelständig, aber „um den Stengel herumgebogen . . . und scheinbar außer dem Blattwinkel stehend!" — eine Beschreibung, die auf die Lage der Blüten an der entfalteten Infloreszenz Bezug nimmt, im übrigen aber gänzlich unhaltbar ist.

Fig. 1 zeigt den oberen Teil eines Infloreszenzsprosses in Ober- und Unteransicht. Wie man sieht, sitzen die Blüten, die sich hier schon zu Früchten weiterentwickelt haben, nicht an einfachen Stielen. Es handelt sich vielmehr um einblütige Infloreszenzen. Der Blütenstiel (*B*) ist vom Infloreszenzstiel (*I*) in einem Winkel von annähernd 90° abgebogen und anscheinend positiv geotropisch abwärts gerichtet. An der Stelle, wo er von der Achse der Partialinfloreszenz

1) Von solchen, nicht von Infloreszenzen, müssen wir hier sprechen, wenn wir uns der Goebelschen Terminologie (7, S. 1) anschließen. Der Unterschied besteht nach Goebel darin, daß an einem „blühenden Sproß" die vegetative Ausbildung bei Erlangung der Blühreife sich nicht oder doch nicht wesentlich ändert, die Blüten also in den Achseln von Laubblättern stehen, während an Infloreszenzen die Tragblätter der Blüten, wenn sie nicht überhaupt fehlen, hochblattartig ausgebildet sind. Zu welcher Kategorie von blütenbildenden Sproßsystemen Streptopus gehört, ist keinen Augenblick zweifelhaft. Nur der Einfachheit des Ausdrucks halber ist im folgenden auch von Infloreszenzen die Rede.

abgesetzt ist, steht ein rudimentäres Blattorgan (*b*) mit einer Achselknospe, die gewöhnlich unentwickelt bleibt, manchmal aber auch zu einer zweiten Blüte sich ausbildet. In diesem Fall hat die Partialinfloreszenz außer einer Terminalblüte noch eine Seitenblüte. Die Verhältnisse gleichen ganz denen, die wir bei Polygonatum-Arten antreffen.

Die eigenartige Lage der Partialinfloreszenzen wurde schon des öfteren mit dem Verhalten von Impatiens noli tangere verglichen. Wie bei dieser sind die Blütenstände unter die Blätter gebogen, was nach Goebel (5, S. 143, und 6, S. 192) durch eine scharfe Krümmung ihrer Achse bewerkstelligt wird. Diese ist nahe ihrem Ursprung etwas gelenkartig angeschwollen und stark asymmetrisch ge-

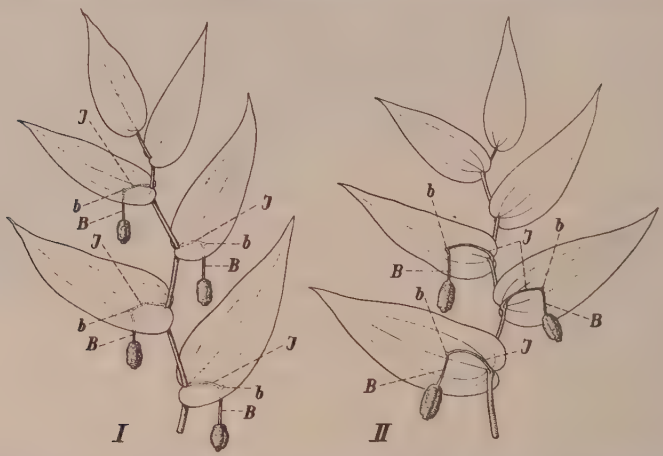

Fig. 1. Streptopus amplexifolius, Enden blühender bzw. fruchtender Sprosse, *I* von der Oberseite, *II* von der Unterseite. *J* Stiel der Partialinfloreszenz, *B* Blütenstiel, *b* rudimentäres Blattorgan an der Grenze zwischen *B* und *J*. (Verkl.)

baut, erfährt also bei der Entfaltung nicht eine einfache symmetrische Krümmung, sondern eine Torsion, die bei den aufeinanderfolgenden Blättern abwechselnd nach rechts und links stattfindet und die Blüten in ihre endgültige Lage bringt, in der auch die Früchte heranreifen. Postflorale Nutationen fehlen hier, ähnlich wie bei anderen beerenfrüchtigen Asparagoideen, worauf K. Troll (11, S. 324) hingewiesen hat.

Mit der Frage nach dem Aufbau der blühenden Sprosse von Streptopus amplexifolius hat sich erstmals wohl Wydler beschäftigt, der die Pflanze ursprünglich unter den „Monokotyledonen mit vorwaltendem Wickeltypus“ aufzählte (12, S. 189). Später hat er diese Anschauung korrigiert und sie durch eine andere ersetzt: „Streptopus

amplexifol. hat achselständige Blüten, deren Stiel, wie bei Cuphea, am Internodium des Stengels oder relativ. Hauptzweiges hinaufgewachsen ist und erst beim nächstfolgenden Blatt frei wird. An der knieförmigen Biegung des Blütenstieles befindet sich ein kleines Spitzchen, welches das Vorblatt der Blüte darstellt" (13, S. 446). Darnach also besäße Streptopus eine traubige Infloreszenz, eine Auffassung, der sich später auch Irmisch (9, S. 28), Eichler (3, S. 149), Engler (4, S. 80) und Krause (10, S. 368) angeschlossen haben.

Goebel dagegen ist neuerdings für die Sympodiennatur der blühenden Sprosse von Streptopus amplexifolius eingetreten (5, S. 143, und 6, S. 192), nimmt also an, daß die Infloreszenzen jeweils terminal sind. In seinem Buch über „Blütenbildung und Sproßgestaltung" (7, S. 44) erscheint die Pflanze als Beispiel für Anthokladienbildung, was auch in einem Schema erläutert wird. Demzufolge bringen die Glieder des Anthokladiums je ein Laubblatt, ein verkümmertes Hochblatt und eine Blüte hervor. Es gälte somit in diesem Fall das Diagramm Fig. 2 *I*. Läge dagegen ein botrytischer Aufbau zugrunde, so wäre gemäß Diagramm Fig. 2 *II* eine durchgehende Hauptachse (*A*) vorhanden, die zweizeilig beblättert ist und in den Achseln der Blätter die Partialinfloreszenzen trägt. Die rudimentären Blättchen an diesen, nach Goebels Auffassung verkümmerte Hochblätter, wären in diesem Falle richtige Vorblätter mit unterdrückten Knospen in ihren Achseln. Modifiziert wäre dieser einfache Aufbau dann lediglich durch die teilweise Verwachsung der Stiele der Partialinfloreszenzen mit der Hauptachse (Konkauleszenz), wodurch eine sympodiale Sproßverkettung nur vorgetäuscht würde.

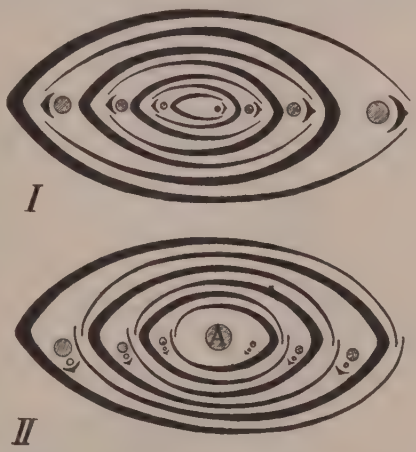

Fig. 2. Diagramme zur theoretischen Auffassung der Infloreszenzbildung von Streptopus amplexifolius. *I* Sympodium, *II* Monopodium. In die Achseln der Vorblätter in Diagramm *II* sind auch die gewöhnlich unentwickelt bleibenden Anlagen von Seitensprossen eingetragen.

Daß letzteres durchaus im Bereich der Möglichkeiten liegt, zeigt das Verhalten einer anderen Liliacee, von Gloriosa (Methonica) superba L. und der übrigen Arten dieser Gattung. Sie besitzen terminale Inflores-

zenzen, in denen jeweils eine Blüte seitlich von einem Laubblatt steht (Fig. 3 *I*). Nach Goebel (7, S. 97) ist das Laubblatt entweder das (stets in derselben Richtung verschobene) Deckblatt dieser Blüte (der Blütenstand also botrytisch) oder das Deckblatt der nächsten Blüte (der Blütenstand also eine Schraubel). Wie jedoch Irmisch (9, S. 47) gezeigt hat, liegt ein Fall von Konkauleszenz vor. Die Blüten entstehen axillär, ihr Stiel bleibt aber auf eine Länge von ein bis zwei Internodien mit der Hauptachse vereinigt, so daß sie erst weit über dem morphologischen Ort ihres Ursprungs von der Infloreszenzachse abzweigen. In Fig. 3 *II* z. B. kann man die Verhältnisse noch gut durchschauen. Die Blüte *VII*, die als Achselsproß des (abgeschnittenen) Blattes *7* aufgetreten ist, geht erst unter Blatt *9* von der Achse ab, ebenso Blüte *VI* (Achselsproß von Blatt *6*) erst etwas über Blatt *7*. Dasselbe zeigt Fig. 3 *I*. Die Achselsprosse *I* und *II*, die den einander genäherten Blättern *1* und *2* zugehören, wachsen zunächst vegetativ. Die übrigen (*III*, *IV*, *V*) sind Blütensprosse und auf größere Strecken mit der Mutterachse verbunden: *III* verläßt diese neben Blatt *5*, *IV* neben Blatt *6*. Angenommen, wir hätten zweizeilige Blattstellung, so würde sich auf Grund solcher Konkauleszenz ein ähnliches Bild wie bei Streptopus amplexifolius ergeben.

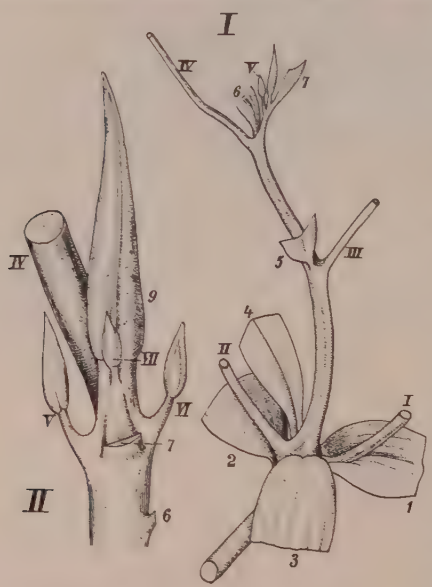

Fig. 3. Gloriosa simplex L., nach Irmisch. (Erklärung im Text.)

Aber auch der sympodiale Aufbau läßt sich wahrscheinlich machen, etwa durch den Hinweis auf Uvularia grandiflora Sm., auf den Goebel seine Erklärung des Infloreszenzbaues von Streptopus stützt. Die Sprosse gehen bei dieser Pflanze in Blüten aus. In der Achsel des zweiten Blattes unter der Blüte bildet sich ein Seitensproß, der sich in die Verlängerung des unterhalb seines Deckblattes gelegenen Stückes der ersten Sproßachse einstellt. Er bildet wieder zwei Blätter und in der Achsel des zweiten von diesen einen weiteren Achselsproß, der aber

oft schon rein vegetativ weiterwächst. Im ganzen kommt das zustande, was Goebel ein „zeitweiliges Anthokladium" nennt (7, S. 44). Übrigens kann man gerade auch bei Uvularia grandiflora häufig teilweise Konkauleszenz zwischen dem terminalen Blütensproß und dem Fortsetzungstrieb beobachten.

Wie auch Goebel (7, S. 45) betont, kann die Frage, ob in der Infloreszenz von Streptopus ein Sympodium oder Monopodium zu erblicken ist, nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege entschieden werden. Das Ergebnis solcher Untersuchungen zeigen die Abbildungen Fig. 4 *I—III*,

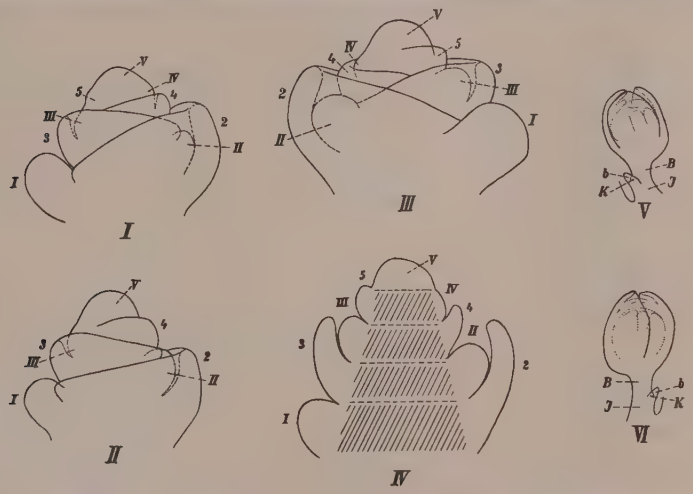

Fig. 4. Streptopus amplexifolius. *I—III* junge Stadien der Infloreszenzentwicklung. *IV* Schema zur Erklärung der Konkauleszenz. *V, VI* Partialinfloreszenzen. *V* Vegetationspunkt, *J* Infloreszenzstiel, *B* Blütenstiel. (Sonstige Erklärung im Text. Vergr. in *I—III* 40fach, in *V* und *VI* 9fach.)

in denen der Gipfel dreier verschiedener Infloreszenzen von der Ober- (*I, II*) bzw. Unterseite (*III*) dargestellt ist. Wie daraus eindeutig zu ersehen ist, liegt ein Monopodium mit disticher Blattanordnung vor, das aus den Achseln der jungen Blätter (*2—4*) die Partialinfloreszenzen (*I— V*) als Seitensprosse entwickelt. Und zwar sind die Infloreszenzanlagen von vornherein mit dem auf ihr Tragblatt folgenden, auf diesem Stadium noch äußerst kurzen Sproßinternodium vereinigt, so daß, wenn dieses sich in die Länge streckt, notwendig auch die Infloreszenzanlage mit ihm emporwächst. Man vergleiche dazu den Längsschnitt Fig. 4, in dem die Grenzen zwischen den Internodien mit unterbrochenen Linien eingetragen und die Internodien selbst durch Schraffierung gekenn-

zeichnet sind. Es ergeben sich daraus nach erfolgter Internodienstreckung die Verhältnisse der Fig. 5, die somit als allgemeines Schema für den Infloreszenzbau von Streptopus amplexifolius gelten kann. Die Abbiegung der Blütensprosse, durch welche die Blüten unter die Blätter verlagert werden, ist darin absichtlich nicht berücksichtigt.

Die Entwicklungsgeschichte erlaubt nun auch ein Urteil über die Natur des rudimentären Blättchens, das an der Abbiegungsstelle des Blütenstieles von der Achse der Partialinfloreszenz steht. Wäre es ein einfaches Hochblatt, wie es bei der Annahme sympodialen Baues zu fordern wäre, so müßte es median stehen. In Wirklichkeit aber steht es regelmäßig seitlich am Infloreszenzstiel, woraus hervorgeht, daß es sich um ein Vorblatt handelt. Es wird also die Seitenachsennatur der Partialinfloreszenzen auch von dieser Seite her bestätigt.

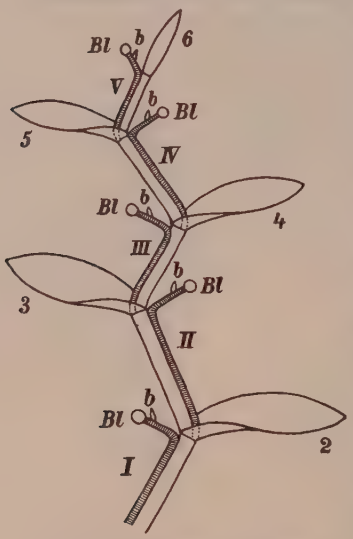

Fig. 5. Schema zur Infloreszenzbildung von Streptopus amplexifolius. *2—5* Tragblätter der Partialinfloreszenzen *II—V* (schraffiert), *b* Vorblätter, *Bl* Blüten.

Die Stellung des einzigen Vorblattes der Partialinfloreszenz wird von der Gesamtsymmetrie des blühenden Sproßsystems diktiert. Dieses ist ausgesprochen dorsiventral, was, von der plagiotropen Wuchsrichtung abgesehen, auch darin zum Ausdruck kommt, daß die Teilblütenstände in den Achseln ihrer Tragblätter etwas nach der Unterseite hin verschoben sind. Schon bei ihrer Anlegung ist diese an sich unbedeutende Verschiebung zu bemerken (Fig. 4 *III*). Die Vorblätter nun stehen alle nach einer Richtung (vgl. Diagramm Fig. 2 *III*), nämlich auf der Unterseite, die darin als die geförderte sich zu erkennen gibt. Das Verhalten erinnert mutatis mutandis an das der Vorblätter von Lilium Martagon. Auch bei dieser Pflanze hat jede Blüte nur ein seitlich stehendes Vorblatt, und zwar steht es bei allen Blüten der Infloreszenz in anodischer Richtung seitlich, was Goebel (7, S. 97) als Ausdruck „spirotropher Förderung“ betrachtet.

Zwei ältere Partialinfloreszenzen von Streptopus amplexifolius sind in Fig. 4 *V* und *VI* dargestellt. Seitlich am Stiel ist daran das winzige Vorblatt (*b*) zu sehen, das in seiner Achsel auch eine wenig hervor-

tretende Seitenknospe (K) trägt, die gelegentlich eine zweite Blüte liefert.

Daß es sich in der Infloreszenz von Streptopus tatsächlich um ein Monopodium handelt, geht endlich noch aus dem Verhalten des aus dem Himalaya (Nepal, Kumaon, Sikkim) stammenden Streptopus simplex D. Don hervor, den ich allerdings in keinem der daraufhin durchgesehenen Florenwerke so beschrieben fand, daß das charakteristische Merkmal dieser Art aus der Diagnose zu entnehmen gewesen wäre. Fig. 6 gibt ein bereits fruchtendes Infloreszenzstück wieder, und man ersieht daraus, daß hier die Blütenstiele von Grund an frei sind, also auch nicht scheinbar extraaxillär stehen. Die Pflanze macht somit von der in der Gattung sonst üblichen Regel der Konkauleszenz der Stiele der Partialinfloreszenzen eine höchst lehrreiche Ausnahme.

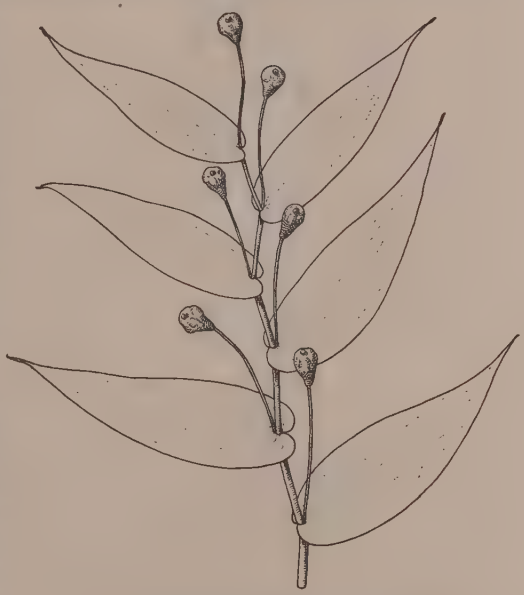

Fig. 6. Streptopus simplex, Ende eines fruchtenden Infloreszenzastes. (Verkl.)

Vorblätter konnte ich an den Blütenstielen von Streptopus simplex bei den getrockneten Pflanzen, die mir allein zur Verfügung standen, keine entdecken. Da von Baker (1, S. 591) angegeben wird, daß in freilich seltenen Fällen zwei Blüten in der Achsel eines Blattes angetroffen werden, sollte man eigentlich ähnliche Verhältnisse wie bei Streptopus amplexifolius erwarten. Es wäre ja möglich, daß der Stiel der Partialinfloreszenz hier ganz kurz bleibt und äußerlich nicht in Erscheinung tritt, so daß das Vorblatt ganz in der Achsel des Tragblattes geborgen ist. Sicherheit hierüber könnten nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen geben; es ist jedoch nicht wahrscheinlich, daß diese die Existenz eines Vorblattes bestätigen werden. Die Blüten von Streptopus simplex wären dann einfache Seitensprosse, deren Anlagen ohne vorherige Ausgliederung eines Vorblattes direkt zur Bildung der Blüte schreiten. Auch

bei anderen Streptopus-Arten, die sonst mit St. amplexifolius übereinstimmen (z. B. St. roseus Mich.), ist ein Vorblatt am Blütenstiel nicht vorhanden, soweit Beobachtungen an Herbarmaterial sichere Schlüsse zulassen.

Zusammenfassung.

1. In der Deutung des Infloreszenzbaues von Streptopus amplexifolius (L.) DC. und ähnlicher Arten dieser Gattung standen sich bisher zwei Auffassungen gegenüber. Deren eine erblickte darin ein Sympodium, die andere ein durch Konkauleszenz modifiziertes Monopodium.

2. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ergaben, daß es sich um ein echtes Monopodium handelt, an dem die Partialinfloreszenzen als Seitensprosse in den Achseln der Blätter entstehen. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei Gloriosa-Arten, wo ebenfalls infolge Konkauleszenz die Blütenstiele nicht aus den Achseln der zugehörigen Tragblätter, sondern höher an der Achse abgehen, obwohl die Blüten axillär entstehen.

3. Bei Streptopus simplex D. Don unterbleibt die Konkauleszenz. Die Blüten entspringen auch an der entfalteten Infloreszenz aus den Achseln ihrer Tragblätter, wodurch der entwicklungsgeschichtliche Befund an Streptopus amplexifolius auch von der vergleichenden Seite her bestätigt wird.

Literaturverzeichnis.

1. Baker, J. G., Revision of the genera and species of Asparagaceae. Journ. Linn. Soc. London **14**, 508 (1875).
2. Döll, J. Ch., Flora des Großherzogtums Baden. Karlsruhe 1857.
3. Eichler, A. W., Blütendiagramme, 1. Teil. Leipzig 1875.
4. Engler, A., Liliaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Aufl., **II/5**, 10. Leipzig. 1889.
5. Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 1. Aufl. Jena 1920.
6. — Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 2. Aufl. Jena 1924.
7. — Blütenbildung und Sproßgestaltung. Jena 1931.
8. Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2. Bd. München o. J.
9. Irmisch, Th., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, 4. Abt. Halle 1863.
10. Krause, K., Liliaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., **15a**, 227. Leipzig 1930.
11. Troll, K., Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung. Flora **115**, 293 (1922).
12. Wydler, H., Über dichotome Verzweigung der Blütenaxen (cymöse Infloreszenz) dicotyledonischer Gewächse. Linnaea **17**, 153 (1843).
13. — Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora **34**, 289 (1851).

Botanische Mitteilungen aus den Tropen (IV—VII).

Von **Wilhelm Troll** (München).

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/30.)

Inhaltsübersicht.

Seite

IV. Brutkörper bildende Prothallien bei Antrophyum callaefolium Bl. Mit 6 Abbildungen im Text 371
V. Sproßbürtige Blattfiedern bei Stenochlaena palustris Bedd. Mit 8 Abbildungen im Text 380
VI. Über die Blattbildung von Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. und Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. Mit 8 Abbildungen im Text 393
VII. Über die Heterophyllie von Lindsaya repens (Bory) Bedd. Mit 7 Abbildungen im Text 408

IV. Brutkörper bildende Prothallien bei Antrophyum callaefolium Bl.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Während meines Aufenthaltes auf der kleinen, in der Straße von Malakka gelegenen Granitinsel Berhala, die schon in der ersten dieser Mitteilungen zu erwähnen war (6, S. 164 und 166), fiel mir an einer, von den Luftwurzeln eines alten Ficus-Baumes dicht übersponnenen Felswand eine üppige Farnvegetation auf, die in der Hauptsache von einer Antrophyum-Art, die Herr J. A. Lörzing in Medan später als A. callaefolium Bl. bestimmte, gebildet wurde.

Dazwischen fanden sich zahlreich Prothallien von offenbar verschiedenen Farnen, unter denen mir solche von unregelmäßiger, gelappter Form besonders auffielen. Außerdem waren an ihren Lappen schon bei Lupenvergrößerung winzige Anhänge zu erkennen, die sich bei mikroskopischer Untersuchung als Brutkörper erwiesen.

Zunächst dachte ich die Vorkeime einer Vittaria-Art vor mir zu haben. Bei genauerer Nachforschung stellte sich aber heraus, daß sie zu den Antrophyum-Pflanzen, zwischen denen sie wuchsen, gehörten. Es waren nämlich an älteren Exemplaren dieser Prothallien vereinzelt Keimpflanzen verschiedener Entwicklungshöhe vorhanden, die den Über-

gang zu den erwachsenen Pflanzen herstellten. Die Primärblätter von Anthrophyum callaefolium sehen zwar denen von Vittaria-Arten mitunter recht ähnlich. Ich glaube aber im vorliegenden Fall doch mit Sicherheit sagen zu können, daß es sich um junge Antrophyum-Pflanzen handelte. Eine Vittaria habe ich im ganzen Umkreis nicht gesehen.

Prothallien von Antrophyum waren bis jetzt nicht sicher festgestellt. Da ihre Kenntnis aus mehrfachen Gründen wünschenswert ist, sollen sie im folgenden kurz geschildert werden.

Die Gattung Antrophyum Kaulf. bildet zusammen mit Vittaria J. Sm., Monogramma Schkuhr, Hecistopteris J. Sm. und Anetium Splitg. die natürliche Gruppe der Vittarieae, deren Durcharbeitung vor allem in den einschlägigen Studien Goebels erfolgte (2—5). Es sind für sie eine ganze Reihe von Merkmalen kennzeichnend, wie die Sorusanordnung, der Stromiumbau, die Anatomie des Rhizoms und andere. Hier interessiert vor allem, daß auch in der Prothalliengestaltung gemeinsame Züge sich erkennen lassen.

Die Prothallien sind bisher von den drei Gattungen Vittaria, Monogramma und Hecistopteris bekannt geworden. Für einige, nicht näher bestimmte Arten von Vittaria hat sie Goebel (2, S. 78, und 5, S. 1092) geschildert. Seine Darstellung wurde für Vittaria lineata Smith später von Britton und Taylor (1, S. 195) ergänzt. Ebenfalls Goebel verdanken wir die Kenntnis der Prothallienbildung von Monogramma (2, S. 87) und Hecistopteris (3, S. 71). Über Antrophyum dagegen macht derselbe Autor nur unbestimmte Angaben. Ursprünglich war er der Ansicht, daß die Arten dieser Gattung gewöhnliche, herzförmige Prothallien bilden (2, S. 75). Später kamen ihm aber Zweifel, ob nicht eine Täuschung vorliege, so daß er die Frage nach der Prothalliengestaltung von Antrophyum noch als eine offene angesehen wissen wollte (4, S. 96). An sich freilich wäre das Vorkommen herzförmiger Prothallien nicht ausgeschlossen; wahrscheinlicher ist jedoch, daß diese sich in ihrer Gestaltung an diejenigen der anderen Vittarieen anschließen, also statt der Herzform einen unregelmäßig-lappigen Umriß zeigen, der durch einen, dem der Vittaria-Vorkeime ähnlichen Verzweigungsmodus zustande kommt.

Keimungsstadien und junge Prothallien, wie sie Goebel für Vittaria beschrieben hat (2, S. 80), habe ich in meinem Material leider nicht angetroffen. Offenbar war schon eine längere Frist seit der Sporenaussaat verstrichen, denn auch die Sori an den fertilen Blättern der erwachsenen Pflanzen waren bereits verschwunden und nur noch an den rinnenförmigen Vertiefungen über den Nerven kenntlich.

Die entwickelten Prothallien sind wie die von Vittaria, Monogramma und Hecistopteris einschichtige Zellflächen von wechselnder Umrißform. Besonders fallen daran schmale, verlängerte Fortsätze in die Augen, zwischen denen kleinere oder größere, abgerundete Lappen vorhanden sind (Fig. 1). Der Thallus ist mittels vereinzelt stehender Rhizoiden, die gewöhnlich auf der Unterseite, nur selten am Rande auftreten, am Substrat befestigt. Die Rhizoidmutterzellen bleiben häufig kleiner als die umgebenden Zellen der Prothalliumfläche. Daß die Rhizoiden ein oder zwei Basalzellen besitzen, wie das Britton und Taylor (1, Taf. 23, Fig. 11 und 12) für Vittaria lineata angeben, habe

Fig. 1. Antrophyum callaefolium, Prothallien. *B* Brutkörper tragende Thalluslappen, *L* bzw. L_1, L_2, L_3 Neubildungen des Thallusrandes. (Vergr. 16fach.)

ich nie beobachtet. Es ist aber auch bei Vittaria eine Ausnahme vom gewöhnlichen Verhalten.

Gametangien waren an den von mir gesammelten Prothallien nicht aufzufinden. Dieselbe Eigentümlichkeit erwähnt Goebel (3, S. 72) für Hecistopteris, während er bei Monogramma wenigstens Antheridien tragende Prothallien antraf (2, S. 89). Was die Stellung der Antheridien bei Vittaria anlangt, so entspringen sie nach Goebel (2, S. 86) „zu einem oder zweien aus einer Prothalliumzelle der Unterseite oder des Randes, selten auch der Oberseite". Auch an den Brutknospen treten Antheridien auf (a. a. O., S. 84); nach Britton und Taylor (1, S. 196) können sie sogar auf die Brutkörper beschränkt sein, während die Archegonien auf den Hauptprothallien stehen. Da dies bei Vittaria lineata das häufigere Verhalten darstellt, so sprechen die genannten Autoren bei dieser Art auch von pseudo-diözischer Verteilung der Gamet-

angien. Wenn also an den Prothallien von Antrophyum callaefolium keine Antheridien zu beobachten waren, so könnte das immerhin daran gelegen sein, daß diese auch hier nur an den Brutkörpern zur Entwicklung gelangen.

Interessant ist die Anordnung der Archegonien bei Vittaria. Wie Goebel (2, S. 86) für Vittaria elongata genauer beschrieben hat, nehmen sie entweder besondere, kurz bleibende Lappen des Prothalliums ein

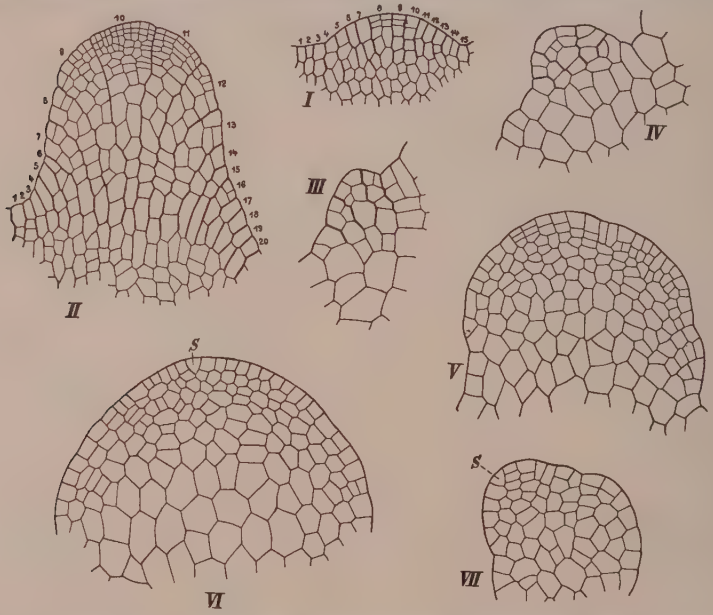

Fig. 2. Antrophyum callaefolium, meristematische Randlappen von Prothallien (*L* in Fig. 1). Nähere Erklärung im Text. (Vergr. in I und II 116fach, in III—VII 210fach.)

oder sie stehen an beliebigen Stellen der Prothalliumfläche hinter einem noch meristematischen Abschnitt des Randes. Damit stimmt nach Britton und Taylor (1, S. 198) überein das Verhalten von Vittaria lineata, jedoch geben diese Autoren an, nur wenig Archegonien gesehen zu haben.

Das gänzliche Fehlen von Archegonien an den von mir untersuchten Vorkeimen von Antrophyum lag wohl an dem Entwicklungszustand meines Materiales. Dafür spricht, daß an manchen Prothallien, wie bereits erwähnt, Keimpflanzen vorhanden waren. Wahrscheinlich werden Archegonien nur zu gewissen Zeiten gebildet. Tritt sodann

keine Befruchtung ein, so wachsen die Prothallien ohne weitere Erzeugung von Gametangien vegetativ fort, wobei sie sich auch rein vegetativ vermehren.

Es werden bei den Vittarieen drei Formen der vegetativen Vermehrung der Prothallien angetroffen:

1. Vermehrung durch Adventivsprosse;
2. Isolierung fortwachsender Thallusäste infolge Absterbens der älteren Teile;
3. Brutkörperbildung.

Der erste Fall, den Goebel sowohl wie Britton und Taylor für Vittaria angeben, scheint bei Antrophyum nicht vorzukommen bzw. so selten zu sein, daß er an den von mir gesammelten Pflanzen nicht zu beobachten war. Dagegen war die zweite Form der Sprossung und die Brutknospenbildung überall reichlich im Gange.

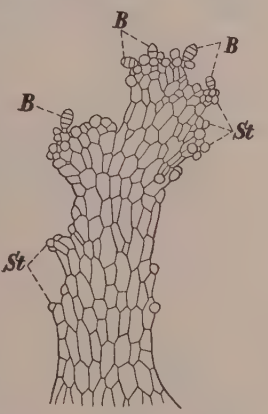

Fig. 3. Antrophyum callaefolium, Brutkörper tragender Randlappen eines Prothalliums. *B* Brutkörper, *St* Sterigmen. (Vergr. 67 fach.)

In Fig. 1 I und II sind am Thallusrand neben schmalen bandartigen Fortsätzen lappenförmige Hervorragungen vorhanden, die mit *L* bezeichnet sind. In Fig. 1 III ist einer der derselben (L_3) stark herangewachsen. Er sieht aus wie ein Adventivprothallium. Jedoch ist das Zustandekommen dieser Art von Sprossungen ein anderes; sie verdanken ihren Ursprung nicht einer einzigen Randzelle, sondern einem mehr oder minder ausgedehnten Randabschnitt. Während weite Strecken des Thallusrandes ihren meristematischen Charakter einbüßen, behalten ihn andere bei und entwickeln sich weiter. Es treten in den Randzellen zunächst periklinale Teilungswände auf, denen Antiklinalen folgen, so daß schließlich aus einer Randzelle eine bzw. mehrere Zellenreihen entstehen.

Fig. 2 I zeigt die beginnende Bildung eines solchen Thalluslappens. Der darin gezeichnete Randabschnitt bestand ursprünglich aus 15 Zellen. Diese haben sich größtenteils nur durch periklinale Teilungen vermehrt und kurze Zellenreihen geliefert (in der Figur durch stärkere Konturierung voneinander unterschieden). Nur die in der Mitte gelegene Zelle 8 und Zelle 14 haben auch eine antiklinale Teilung erfahren und deshalb zwei Zellenreihen gebildet, in denen die Zellenvermehrung

durch Periklinalen ihren Fortgang nahm bzw. noch nehmen wird. Auf ähnliche Weise kamen auch die jungen Thalluslappen Fig. 2 II und III zustande.

Eine ältere Thallussprossung ist in Fig. 2 IV wiedergegeben. Die Anlage umfaßte ursprünglich 20 Randzellen (1—20), deren mittlere (9—12) besonders lebhaft sich geteilt haben und zu fächerförmigen „Segmenten" geworden sind (diese in der Figur durch stärkere Linien voneinander getrennt). In anderen Fällen weisen die Lappen eine weniger durchsichtige Struktur auf; man vergleiche etwa Fig. 2 V, wo aber ebenfalls ein überall tätiges Randmeristem vorhanden ist. Bei *A* scheint sich eine Neubildung zu vollziehen, die sich in Zukunft in Form einer Tochtersprossung darbieten würde.

Ob neben dem meristematischen Wachstum auch Scheitelwachstum vorkommt, ist nicht eindeutig zu entscheiden. An jungen Prothallien

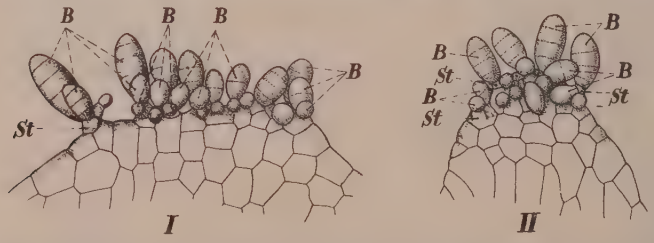

Fig. 4. Antrophyum callaefolium, Enden von Brutkörper tragenden Thalluslappen. *B* Brutkörper verschiedenen Alters (1—6 zellig), *St* Sterigmen. Sonstige Erklärung im Text. (Vergr. 210fach.)

von Vittaria ist das nach Goebel (2, S. 80) der Fall, es kann sich aber auch nur um den „Anschein einer Scheitelzelle" handeln. Auch bei *S* in Fig. 2 VI und VII liegt kaum eine wirkliche Scheitelzelle vor, wenigstens ist eine klare Rekonstruktion der von ihr abgegebenen Segmente in den hinter dem Scheitel gelegenen Teilen der Sprossung nicht möglich.

Während so an verschiedenen Stellen des Randes neue Sprossungen auftreten, verfallen die älteren Thallusteile allmählich der Auflösung. Das Absterben beginnt vom Rande her, der z. B. in Fig. 1 III schon weitgehend zerfressen ist. Schließlich verselbständigen sich die jüngeren Thalluslappen, so daß aus einem Prothallium deren mehrere hervorgehen.

Neben den lappenförmigen Hervorragungen sind an den Prothallien der Fig. 1 lang ausgezogene bandartige Sprossungen zu erkennen, die teilweise (Fig. 1 II) sogar an Zahl überwiegen. Es sind das jene Thallusfortsätze, welche an ihrem Ende Brutkörper tragen. Mitunter fand ich sie vertikal aufgerichtet, dergestallt an die ebenfalls

vom Substrat abstehenden, wohl negativ-geotropisch orientierten Brutkörpersprosse folioser Lebermoose (z. B. von Calypogeia-Arten, Odontoschisma denudatum) erinnernd.

In Fig. 3 ist ein solcher gemmentragender Fortsatz einzeln dargestellt. Die Brutkörper treten besonders zahlreich am Vorderrande auf, jedoch findet auch an den Seitenrändern vereinzelt Bildung derselben statt. Die Vorgänge dabei sind ganz ähnlich denen, wie sie Goebel (2, S. 82 und 88; 3, S. 71) und Britton and Taylor (1, S. 196) für Vittaria, Monogramma und Hecistopteris beschrieben haben. Dafür sind in Figg. 4, 5 und 6 bildliche Belege gegeben.

Die Brutknospen (Fig. 5 I—III) sind verlängerte, aus 6—8 Zellen bestehende Zellkörper, deren beide Endzellen (*Rh*) vor den anderen durch geringere Größe ausgezeichnet sind. Außerdem sind sie, wie ich

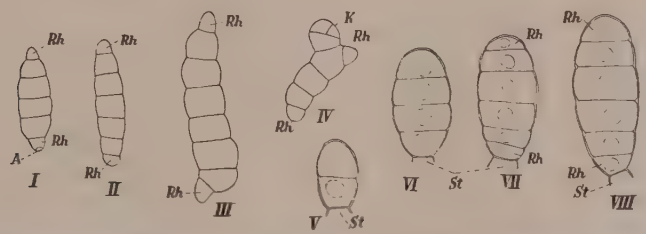

Fig. 5. Antrophyum callaefolium, Brutkörper. I—III vollständig ausgebildet, IV ein Prothallium (*K*) entwickelnd, V—VIII aufeinander folgende Entwicklungsstadien. *St* Rest des Sterigmas, *Rh* Rhizoidinitialen, *A* Ansatzstelle am Sterigma. (Vergr. in I—IV 210fach, in V—VIII 500fach.)

mir auf Grund von Beobachtung lebenden Materiales notierte, „bleich, hell, die übrigen sehr inhaltsreich und dunkelgrün". Es sind in den Endzellen, die bei der Keimung zu Rhizoiden auswachsen können und deshalb Rhizoidinitialen darstellen, also nur wenige oder überhaupt keine Chloroplasten vorhanden. Eine der beiden Endzellen zeigt einen gebräunten runden Fleck, d. i. die Stelle, wo der Brutkörper seiner Mutterzelle ansaß (*A* in Fig. 5 I).

Die Brutkörper sprossen nicht direkt aus Zellen des Vorkeimthallus hervor, sondern werden durch Vermittlung der von Goebel sogenannten Sterigmen gebildet. Das sind papillenartig entstehende Abgliederungen von Prothalliumzellen, die gewöhnlich auf der nach unten gekehrten Seite des Randes auftreten und sich durch eine Querwand von ihrer Mutterzelle abteilen (Fig. 6 I—III). Es können aus einer Prothalliumzelle mehrere Sterigmen hervorgehen; in Fig. 6 IV ist ein Fall abgebildet, wo deren drei aus einer Zelle entstanden sind.

An den Sterigmen bilden sich die Brutkörper auf dieselbe Art, wie die Sterigmen aus den Vorkeimzellen. Zuerst beobachtet man eine Ausstülpung (*b* in Fig. 6 II und III), die sich später von ihrer Mutterzelle, dem Sterigma, durch eine Querwand abgrenzt. Goebel vergleicht den Vorgang mit der Sprossung der Hefezellen. Die Initiale des Brutkörpers erfährt sodann Teilungen, in deren Gefolg sie zweizellig (Fig. 5 V), vierzellig (Fig. 5 VI) nnd sechszellig wird (Fig. 5 VII und VIII). Die Endzellen unterscheiden sich ursprünglich nicht von

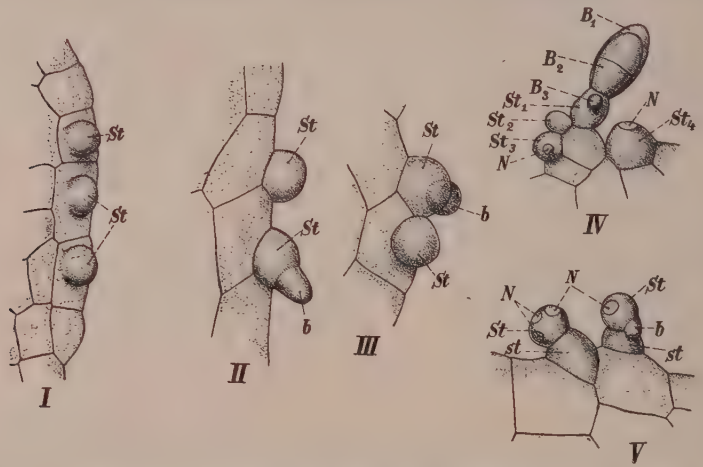

Fig. 6. Antrophyum callaefolium, Sterigmen- und Brutkörperbildung. I Rand eines Prothallienlappens mit drei Sterigmen (*St*). II, III Randabschnitte eines Prothallienlappens mit zwei Sterigmen (*St*), die bei *b* Brutkörper hervorsprossen lassen. IV Sterigmen- und Brutkörperbildung. Die Sterigmen St_1—St_3 sind aus einer Prothalliumzelle hervorgegangen; St_1 hat drei Brutkörper (B_1—B_3) hervorgebracht (B_1 vier-, B_2 zwei- und B_3 einzellig); *N* Narben, die nach dem Abfallen von Brutkörpern am Sterigma sich zeigen. *V* zwei Sterigmen (*St*) mit Brutkörpernarben (*N*) und jungem Brutkörper (*b*). Die Sterigmen *St* sind selbst wieder Sprossungsprodukte von Sterigmen (*st*). (Vergr. 500fach.)

den übrigen, wie sie durch auffallende Kerne ausgezeichneten Zellen des Brutkörpers.

Häufig beobachtet man, daß aus einem Sterigma nicht sofort Brutkörper, sondern abermals ein Sterigma sich bildet (Fig. 6 V). Erst an diesem treten dann Brutkörper auf.

Die Brutkörper sprossen aus den Sterigmen in Mehrzahl hervor. An dem Sterigma St_1 in Fig. 6 IV z. B. sind Brutkörper verschiedenen Alters vorhanden: der älteste (B_1) ist bereits vierzellig, B_2 ist zweizellig und B_3 ist eben erst angelegt. Ein ganz ähnliches Bild gewähren die beiden Abbildungen der Fig. 4.

Die abgefallenen Brutkörper hinterlassen an den Sterigmen flache, gebräunte Narben (*N* in Fig. 6 IV und V), neben denen neue Sprossungen hervortreten können (*b* in Fig. 6 V).

Die Keimung der Brutkörper weist gegenüber dem von Vittaria und Hecistopteris bekannten Verhalten keine Unterschiede auf (Fig. 5 IV).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Antrophyum callaefolium — und dasselbe dürfte von anderen Arten dieses nicht gerade umfangreichen Genus gelten — in der Gestaltung der geschlechtlichen Generation sich eng an die übrigen Vittarieen, namentlich an Vittaria, anschließt, womit aufs neue die Einheitlichkeit dieser Gruppe von Farnen bestätigt wird.

Literaturverzeichnis.

1. Britton, E. G. and Taylor, A., The life history of Vittaria lineata. Mem. Torrey Bot. Club **8**, 185 (1899—1902).
2. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. II. Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **7**, 74 (1888).
3. — —, Archegoniatenstudien. VIII. Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora **82**, 67 (1896).
4. — —, Archegoniatenstudien. XXI. Vittariaceen und Pleurogrammaceen. Flora **117**, 91 (1924).
5. — —, Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 2. Bd. (Jena 1930).
6. Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Über Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich. Flora **125**, 155 (1930).

V. Sproßbürtige Blattfiedern bei Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd.

Mit 8 Abbildungen im Text.

I.

Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd., bekannt auch unter den Namen Lomariopsis palustris (L.) Mett. und Acrostichum scandens (J. Sm.) Hook., ist eine der ansehnlichsten Farnlianen des ostasiatischen und indonesischen Florenreiches. Sie gedeiht besonders in sumpfigen Gegenden des Tieflandes, wo ich sie allemal am üppigsten in küstennahen Gebieten antraf. So gehört sie in Deli (Sumatra) zu den auffallendsten Bestandteilen jener Sumpfwälder, die sich landwärts an die von der Mangrove besiedelte Brackwasserzone anschließen. Sie geht daselbst aber auch in ungepflegte Kokospflanzungen über und erlangt an den glatten hohen Stämmen dieser Palme sogar eine besonders kräftige Entwicklung. Fig. 1 zeigt eine derartige, von einem dichten Blättermantel unseres Farnes eingehüllte Kokospalme[1]).

Die Blätter der Pflanze sind unterschieden in sterile und fertile Formen, welch letztere aber verhältnismäßig selten vorzukommen scheinen. Beide sind im Gegensatz zu Stenochlaena tenuifolia (Desv.) Moore, deren fertile Blätter bis in den zweiten Grad verzweigt sind, einfach gefiedert, nur sind die Fiedern der Sporophylle bedeutend schmäler als die der sterilen Blätter.

Neben den voll entwickelten Fiedern sind sowohl an den sterilen wie an den fertilen Blättern auch sogenannte Rudimentärfiedern vorhanden, die, ähnlich wie bei vielen anderen Farnen, nicht etwa an der Spitze stehen, sondern auf die Basis des Blattes, die äußerlich als Stiel in Erscheinung tritt, beschränkt sind (vgl. Blatt *B* in Fig. 2 I). Zum Unterschied etwa von Dryopteris- und Drynaria-Arten sind die Rudimentärfiedern bei Stenochlaena palustris außerordentlich klein und un-

1) Vgl. damit auch die Angaben Raciborskis für Java (14, S. 54), wo der Farn ebenfalls hauptsächlich den Küstengebieten angehört und in Höhen von 500 m aufwärts überhaupt nicht vorhanden ist. Nach Raciborski soll er auch in der Mangrove vorkommen, was aber wohl ein Irrtum ist. Nach meinen Beobachtungen kann man höchstens von einem Vorkommen in den Randgebieten der Mangrove sprechen, die nicht mehr überflutet werden und eine bereits dem Festland angehörende Übergangsformation darstellen.

scheinbar, so daß sie leicht übersehen werden. Tatsächlich fand ich sie in keiner der daraufhin durchgesehenen Beschreibungen des Farnes erwähnt.

Fig. 1. Stenochlaena palustris, den Stamm einer Kokospalme einhüllend (Mitte des Bildes). Phot. W. Troll, Sumatra 1929.

An den langgestreckten Internodien der Sprosse von Stenochlaena palustris fielen mir bei näherer Besichtigung hellgrün gefärbte An-

hängsel auf (*F* in Fig. 2 I und II), die ich anfangs für irgendwelche Emergenzen hielt, wie sie z. B. auch an der Sproßachse der merkwürdigen Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. vorkommen, über die man die nächste dieser „Mitteilungen" vergleichen möge. Schon bei Lupenvergrößerung aber war zu erkennen, daß es sich um Anhänge handelt, die in ihrer Gestaltung mit den Rudimentärfiedern der Blätter übereinstimmen. In der Literatur habe ich darüber keinerlei Angaben gefunden, sie scheinen also bislang übersehen worden zu sein, was bei ihrer Kleinheit nicht verwunderlich ist. Es fragt sich: Wie ist die Stellung dieser sproßbürtigen Rudimentärfiedern zu erklären?

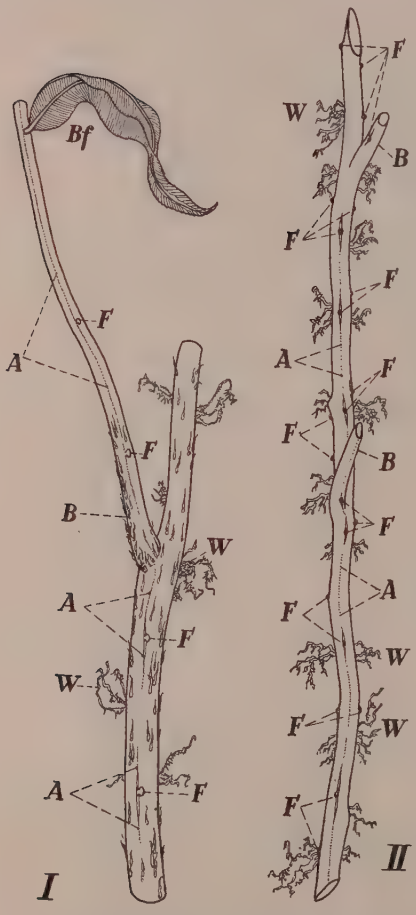

Fig. 2. Stenochlaena palustris. I Stammstück mit einem sterilen Blatt (*B*, nur Basis gezeichnet) und Haftwurzeln (*W*). *A* Aërophorstreifen, *F* Rudimentärfiedern, *Bf* Laubfieder. Die Sproßachse und die Rhachis des Blattes sind spärlich mit Spreuschuppen bedeckt. II Älteres Stammstück mit zwei Blättern (*B*, bis auf die Basis abgeschnitten). Sonstige Bezeichnung wie in I. (I nat. Größe, II ½ nat. Größe. W. Schwarz delin.)

Bevor wir aber auf diese Frage eingehen, ist es notwendig, zuerst noch den Bau der Fiedern selbst uns genauer anzusehen.

II.

Wir wollen hier zum Vergleich die Blätter einer Blechnum-Art, von B. orientale L., heranziehen, einer stattlichen Pflanze, die ebenfalls im indomalayischen Gebiet weit verbreitet ist. Die Gattung Stenochlaena ist ja nach Diels (4, S. 222) und Schumann (15, S. 247 und 258) an die Gattung Blechnum anzuschließen bzw. in die Verwandtschaft der Blechninae zu stellen.

Auch Blechnum orientale besitzt an der Basis der Blätter öhrchenartige, allerdings recht ansehnliche Rudimentärfiedern. An den Folge-

blättern vollzieht sich der Übergang zwischen ihnen und den voll entwickelten Fiedern des laminösen Blattabschnittes ziemlich plötzlich (Fig. 3 III). Die Primärblätter (Fig. 3 I) dagegen sind ausgesprochen mesoton, vergleichbar einem Blatte von Aspidium felix mas, d. h. die Fiedern nehmen von der Blattbasis bis etwa zur Mitte an Größe zu, um gegen die Spitze hin wieder kleiner zu werden[1]). Der Endlappen der Spreite ist überhaupt einheitlich. Zwischen der Primärblattform Fig. 3 I und den Folgeblättern (Fig. 3 III) gibt es Zwischenformen (Fig. 3 II), an denen der mit Rudimentärfiedern besetzte Abschnitt schon deutlich abgesetzt ist, der Übergang zu den entwickelten Fiedern aber dennoch allmählich erfolgt. An solchen Blättern kann man das Zustandekommen der Rudimentärfiedern sehr schön verfolgen. Es ist deshalb interessant, weil es mit extrem asymmetrischer Umbildung verbunden ist.

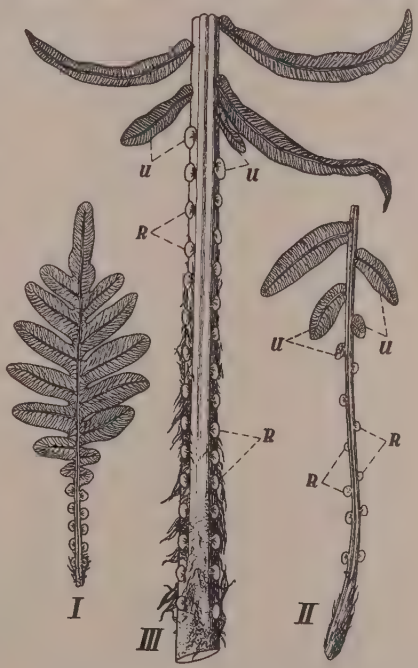

Fig. 3. Blechnum orientale. I Primärblatt. II Basis eines Folgeblattes von einer noch nicht völlig erstarkten Pflanze. III Basis eines Folgeblattes von einer älteren Pflanze. *R* Rudimentär-, *U* Übergangsfiedern. (Verkl. W. Schwarz delin.)

In Fig. 4 sind vier solcher Übergangsfiedern, die an dem Blatte, an dem sie standen, von oben nach unten aufeinanderfolgten, dargestellt. In Fig. 4 I sind noch beide Fiederhälften deutlich wahrnehmbar, wenngleich die eine an Ausdehnung die andere beträchtlich überwiegt. Man kann also eine Plus- und Minusseite (in Fig. 4 mit + und — bezeichnet) unterscheiden, was auch in dem gekrümmten Verlauf des Mittelnerven zum Ausdruck kommt. An den Fiedern Fig. 4 II und III verfällt sodann die Minusseite der Reduktion mit dem Erfolg, daß an den eigentlichen Rudimentärfiedern (Fig. 4 IV) von ihr nichts mehr zu erkennen ist. Oberflächlich betrachtet erscheint die Fieder in Fig. 4 IV

1) Diese Blattform wird z. B. bei Blechnum brasiliense Desv. auch späterhin beibehalten.

mehr oder minder symmetrisch. Ihre „Spitze“ ist aber nicht in der Mitte, sondern seitlich bei *S* zu suchen, was beim Vergleich mit Fig. 4 III unmittelbar einleuchtet.

Auf ganz andere Weise kommen die Rudimentärfiedern von Stenochlaena zustande. Sie seien zuerst für St. tenuifolia betrachtet, bei der sie, wie der Vergleich der Fig. 5 I und II mit Fig. 5 IV (sämtlich bei gleicher Vergrößerung gezeichnet) dartut, etwas größer sind als bei St. palustris.

Den Bau der Laubfiedern von Stenochlaena, namentlich ihre Nervatur, hat Goebel (5, S. 33) geschildert. Hier kommt nur in Betracht, daß sie einen ausgeprägten, als Rippe vorspringenden Mittelnerven besitzen und sich durch ausgesprochenes Spitzenwachstum vergrößern. Ursprünglich sind ihre Spreitensäume schmal, erst später

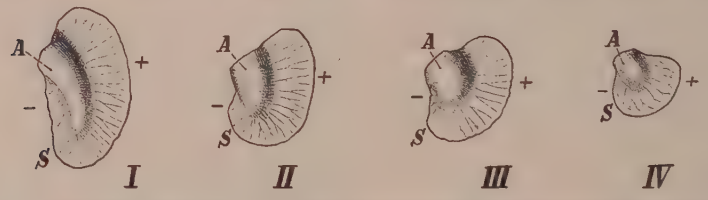

Fig. 4. Blechnum orientale, I—VI aufeinanderfolgende Rudimentärfiedern aus der Übergangszone zwischen Laub- und Rudimentärfiedern eines Folgeblattes. *A* Ansatzstelle an der Rhachis. Sonstige Erklärung im Text. (Vergr. 2,5 fach.)

entwickeln sie sich kräftig in die Breite. Dieser Bildungsgang erinnert einigermaßen an den pleuroplaster Blätter der Samenpflanzen, womit auch in Beziehung steht, daß die Nervatur einen fiederigen Charakter annimmt.

Die Rudimentärfiedern zeichnen sich demgegenüber dadurch aus, daß kein eigentliches Spitzenwachstum an ihnen stattfindet. Vielmehr zeigt der Rand der Fiederspreite eine gleichmäßige meristematische Beschaffenheit und gleicht darin auffällig einem Fiederblättchen etwa von Adiantum fragrantissimum hort. Man vergleiche dazu die Ausführungen bei Goebel (5, S. 12), die sich vor allem auf das Zustandekommen der rein gabeligen Nervatur dieser Blattfiedern beziehen. Eine Rudimentärfieder von St. tenuifolia (Fig. 5 I und II) stimmt mit einer jungen Adiantumfieder, wie sie Goebel a. a. O. in Fig. 3 II abbildet, nicht nur in dem nierenförmigen Umriß, sondern auch in der Nervatur weitgehend überein. Das in die Fieder eintretende Leitbündel gabelt sich (Fig. 5 I) in die beiden Äste 1 1, welche (der leicht asymmetrischen Ausbildung der Fieder entsprechend) ungleich stark sind. Aus ihnen gehen die Äste 2 2, 3 3, 4 4 usw. hervor. Es ist

aber zu beachten, daß sich von den so entstehenden Gabelästen jeweils nur die äußeren weiterteilen, während an den inneren nur dort eine Verzweigung eintritt, wo die Fieder verhältnismäßig am stärksten in die Länge wächst, nämlich in der Mitte. Fig. 5 III zeigt ein Stück des Randmeristems einer noch wachsenden Fieder.

Eine Rudimentärfeder von St. palustris ist in Fig. 5 IV wiedergegeben. Das Randmeristem stellt hier früher als bei St. tenuifolia seine Tätigkeit ein, was sowohl aus dem Gesamtumriß der Fiederspreite wie aus ihrer Nervatur zu erkennen ist. Vor allem wachsen die seitlichen Flügel nicht so lange fort wie bei St. tenuifolia, was der Fieder

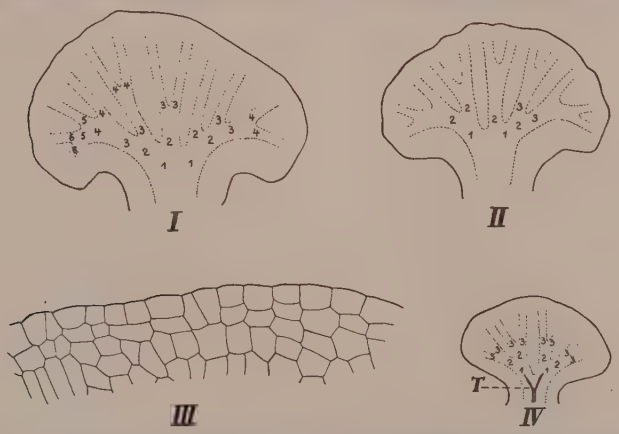

Fig. 5. I—III Stenochlaena tenuifolia. I, II Rudimentärfiedern mit Nervenverzweigung. III meristematischer Randabschnitt einer wachsenden Rudimentärfieder. IV Stenochlaena palustris, Rudimentärfieder mit Nervenverzweigung. *T* Tracheiden. Sonstige Erklärungen im Text. (Vergr. in I, II und IV 25fach, in III 200fach.)

eine mehr fächer- als nierenförmige Gestalt verleiht, aber auch bedingt, daß die Nerven sich nur bis in den 3. Grad verzweigen.

Es sei noch bemerkt, daß ich Übergänge zwischen Rudimentärfiedern und Laubfiedern, wie sie bei Blechnum orientale so schön vorhanden sind, bei keiner der beiden Stenochlaena-Arten beobachten konnte. Möglich, daß solche an den bis jetzt nicht bekannten Primärblättern auftreten. An den Folgeblättern bleiben die untersten Laubfiedern mitunter lediglich schmäler und kürzer; sonstige Veränderungen, die sie den Rudimentärfiedern annäherten, sind an ihnen nicht wahrzunehmen.

Dagegen weist die Entwicklung der Laubfiedern beider Arten (St. palustris und St. tenuifolia) anfänglich deutliche Anklänge an

das Verhalten der Rudimentärfiedern auf, was für St. tenuifolia aus Fig. 6 zu ersehen ist. Wie Fig. 6 III zeigt, ist die Basis der Fiederspreite in der Jugend beiderseits geöhrt. Die Form dieser Fieder erklärt sich aus der einer Rudimentärfieder (Fig. 5 I) dadurch, daß der Mittelteil stark in die Länge gewachsen ist und eine kräftige Mittelrippe gebildet hat. In den beiden Ohren (O_1 und O_2) ist noch die wiederholt gegabelte Nervenverzweigung zu erkennen. Später wird die Öhrung der Fiederbasis in der basiskopen Hälfte durch das anhaltende Flächenwachstum der Laminarsäume ausgeglichen. In der akroskopen Hälfte aber bleibt ein Rest davon (O in Fig. 6 I und II) erhalten und wird zu dem für St. palustris schon von Beddome (2, S. 421) und Beccari (1, S. 243) beobachteten „Nektarium".

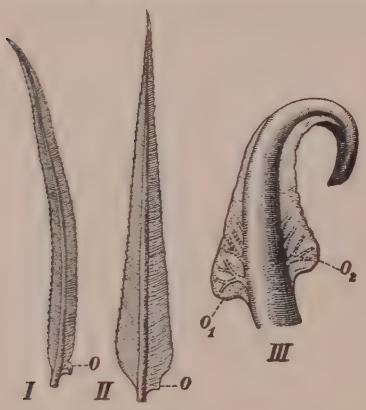

Fig. 6. Stenochlaena tenuifolia. I, II junge, III noch jüngere Blattfieder. O bzw. O_1 und O_2 basale Fiederohren. (Vergr. in I 1½ fach, in III 10 fach, II nat. Größe.)

Man wird an dieser Stelle versucht sein, nach der Funktion der Rudimentärfiedern von St. palustris zu fragen. Es ist dazu vor allem zu bemerken, daß sie, wenn die Blätter sich voll entwickelt haben, bereits vertrocknet sind; auch an der Sproßachse sind sie nur in der Nähe der Vegetationsspitze erhalten, in den älteren Stammteilen verfallen sie ebenfalls dem Vertrocknen und sind dann nur noch als geschwärzte Erhebungen (F in Fig. 2 II) wahrzunehmen. Daraus folgt, daß sie, wenn ihnen überhaupt eine bestimmte Funktion zukommt, diese höchstens im Jugendzustand, also während der Entwicklung von Blatt und Sproß, ausüben können. Das hat für die Rudimentärfiedern anderer Farne bereits Goebel (6, S. 93, und 7, S. 134) betont.

Mangels experimenteller Untersuchungen, die bei der Kleinheit dieser Fiedern auch schwer auszuführen sein werden, sind wir zur Beurteilung ihrer Funktion allein auf ihren anatomischen Bau angewiesen, der natürlich eine sichere Entscheidung nicht zuläßt. Er bestätigt zunächst, was schon die morphologische Analyse lehrte: nämlich daß es sich um Hemmungsbildungen der voll entwickelten Blattfiedern handelt. Vor allem sei erwähnt, daß das Leitsystem in ihnen nur unvollkommen ausgebildet, eigentlich nur angedeutet ist. Tracheiden treten überhaupt

nur in der stielartigen Basis der Fieder auf (*T* in Fig. 5 IV). Dazu kommt die Beschaffenheit der Epidermis und der Spaltöffnungen. An den Laubfiedern sind die Wände der Epidermiszellen auf der Unterseite in der Aufsicht gewellt. Dies ist an den Rudimentärfiedern nicht der Fall, ganz abgesehen davon, daß die Epidermiszellen an ihnen auch ganz beträchtlich kleiner sind (Fig. 7 I und II). Sie bleiben auf einer Entwicklungsstufe stehen, die auch für die Epidermis der Laubfiedern nachweisbar ist, aber nur ein Durchgangsstadium zu höherer Differenzierung darstellt.

Ganz besonders deutlich kommt die Hemmung in der Ausbildung der Spaltöffnungen zum Ausdruck. Zwar sind diese größtenteils fertig entwickelt. Daneben aber trifft man, namentlich gegen den Rand der

Fig. 7. Stenochlaena palustris, Epidermis der Unterseite einer Rudimentär- (I) und einer Laubfieder (II). (Vergr. 120fach.)

Fieder hin, sehr zahlreich solche an, die als Spaltöffnungsmutterzellen oder auf einem späteren Stadium stehen geblieben sind. Dieselbe Erscheinung hat Goebel (7, S. 135) an den Rudimentärfiedern von Drynaria rigidula (Sw.) Bedd. beobachtet. Wie bei dieser Pflanze, so ist auch bei St. palustris die Epidermis der Fiederoberseite fast vollkommen spaltöffnungsfrei.

Auffallend ist die große Zahl der Spaltöffnungen in der unteren Hälfte der Fiederspreite und auf dem kurzen Fiederstiel. Ein Ausschnitt daraus ist in Fig. 7 I wiedergegeben, dem in Fig. 7 II eine Flächenansicht der Epidermis von der Unterseite einer Laubfieder an die Seite gestellt ist. Eine Zählung ergab, daß an der Rudimentärfieder auf einem Raum von 10 qmm durchschnittlich 18 Spaltöffnungen vorhanden sind, während an den gewöhnlichen Fiedern auf demselben Raum deren nur 7 sich finden. Dieser Unterschied ist einigermaßen erstaunlich und kann eine doppelte Deutung erfahren.

Es könnte sein, daß die große Zahl der Stomata die Rudimentärfiedern in besonderer Weise zu Stellen des Gasaustausches geeignet macht. In diesem Fall wären sie den „Pneumatophoren" vergleichbar, die von der Fiederbasis verschiedener Dryopteris-Arten, von Plagiogyria u. a. bekannt sind. Gehen ja von den Rudimentärfiedern auch nach beiden Seiten sogenannte „Durchlüftungsstreifen" (Aërophorstreifen) aus, die äußerlich als weiße Striche hervortreten und unten noch genauer zu betrachten sein werden. Allerdings ist das Mesophyllgewebe, über dem die Stomata stehen, so gut wie interstitienfrei. Nur kleine Atemhöhlen sind unter den über die Oberfläche der Epidermis deutlich emporgehobenen Spaltöffnungen vorhanden.

Für wahrscheinlicher möchte ich es jedoch halten, daß in den Rudimentärfiedern „Nektarien" vorliegen, wie das Goebel (7, S. 134) für Drynaria rigidula beschrieben hat. Bei dieser kommen außer an den Rudimentärfiedern Nektarien auch an den Laubfiedern vor, und zwar stehen sie am Grunde der basiskopen Fiederhälfte. Der Vergleich mit diesem Farn liegt um so näher, als auch St. palustris, wie schon erwähnt wurde, an der Basis der Laubfiedern in deren akroskoper Hälfte Nektarien besitzt. Die zahlreichen Stomata auf der Unterseite der Rudimentärfiedern wären in diesem Fall wohl als Hydathoden anzusehen. Es sei in diesem Zusammenhang auf die von Bonnier (3, S. 95) beschriebenen Nektarien von Cyathea arborea hingewiesen, die aus einem grünen Höcker an der Fiederbasis bestehen, an den sich ein „mamelon blanc", d. h. ein an seiner Ursprungsstelle höckerartig entwickelter Durchlüftungsstreifen ansetzt. Dieser weist im Gegensatz zu dem „mamelon vert", den man zunächst als das eigentliche Nektarium ansehen möchte, eine ungeheure Menge von Spaltöffnungen auf. Bonniers diesbezügliche Abbildung (a. a. O., Taf. I, Fig. 11) stimmt ganz mit unserer Fig. 6 I überein. Und Bonnier bemerkt: „Le liquide passe sans doute au dehors par ces nombreux stomates."

Es sei aber ausdrücklich bemerkt, daß ich bei Stenochlaena eine Flüssigkeitsausscheidung nicht beobachtet habe. Damit ist nicht gesagt, daß sie nicht stattfindet. Denn sie kann auf bestimmte Stunden des Tages beschränkt sein, z. B. auf den Morgen oder Abend, während ich die Pflanzen stets nur zur heißen Tageszeit sah. Ferner ist es möglich, daß die Rudimentärfiedern ihre sezernierende Tätigkeit bereits eintreten lassen, solange sie noch von dem dichten Pelz von Spreuhaaren, welche die jungen Blätter und Sproßteile dieses Farns einhüllen, bedeckt sind. Es müssen also weitere Beobachtungen abgewartet werden, bevor über die Funktion dieser eigenartigen Rudimente entschieden werden kann.

III.

Wir gehen nunmehr zur Beantwortung der schon eingangs aufgeworfenen Frage über, wie die ganz abweichende Stellung eines Teiles der Rudimentärfiedern an der Sproßachse zu erklären ist. Hier hilft eine andere Beobachtung weiter.

Wie seit langem bekannt ist — Griffith (zitiert nach Mettenius [13, S. 18]), Karsten (11, S. 201), Mettenius (13, S. 18 und 12, S. 268) und Hofmeister (9, S. 609) haben als erste darauf hingewiesen — finden sich bei vielen Farnen an der Rhachis und am Blattstiel zwei weißliche Streifen spongiösen Gewebes, welche die Insertionsstellen der Fiedern miteinander verbinden. Es sind die schon im vorstehenden erwähnten sogenannten Aërophor- oder Durchlüftungsstreifen. Auch bei St. palustris sind diese außerordentlich deutlich, namentlich in der Nachbarschaft der Fiedern. Auf einem Querschnitt durch die Rhachis erkennt man sie schon bei oberflächlicher Betrachtung leicht daran, daß unter ihnen der periphere Sklerenchymmantel durchbrochen ist.

Bei manchen Farnen nun setzen sich die Aërophorstreifen vom Blattansatz abwärts auf die Sproßachse fort. Besonders wird dies bei Formen mit verlängerter, entweder kriechender oder kletternder Achse zu erwarten sein. Die Erscheinung wird erstmals von Hofmeister (9, S. 619) erwähnt, der sie an Pteridium aquilinum beobachtet hat. Sehr auffallend ist sie gerade auch bei St. palustris und St. tenuifolia. Auf einem Sproßquerschnitt bieten sich die Aërophorstreifen in derselben Weise dar wie in Blattstiel und Rhachis, nämlich als Unterbrechungen des peripheren Sklerenchymringes.

Es dürfte kaum einen Widerspruch erfahren, wenn wir das Herablaufen der Aërophorstreifen an der Sproßachse in Zusammenhang bringen mit der „Berindung" des Sprosses durch die Blattbasen. Die Literatur über diesen Gegenstand ist freilich sehr dürftig und beschränkt sich auf zwei kurze, allgemein gehaltene Hinweise. So sagt Hofmeister (10, S. 173): „Die Entwicklungsgeschichte des Stengels der Farrn stellt es für ihn wie für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den Charen aufwärts außer Zweilel, daß eine Berindung des Stengels von den Basen der jüngsten Blätter aus erfolge. Die Interfoliarstücke entwickelter Stengel, mögen sie auch nach späterer Vermehrung und Dehnung ihrer Zellen in Richtung der Länge noch so sehr gestreckt sein, noch so scharf von den Blättern gesondert erscheinen — sie bestehen gleichwohl bei der großen Masse der be-

blätterten Pflanzen in ihren äußeren Schichten aus Geweben, die ursprünglich Teile der dicht gedrängten Blätter waren." Ebenso bemerkt Goebel (8, S. 1167, Anm. 2), „daß auch bei Farnen die Blattbasen oft auf lange Strecken mit der Sproßachse in Verbindung bleiben". An der Tatsache der Sproßberindung bei Farnen scheint mir nach dem Urteil dieser Autoren, das ich durch eigene Beobachtungen vielfach bestätigt fand, kein Zweifel möglich zu sein. Nur treten die Blattbasen nicht so deutlich hervor, wie das bei Samenpflanzen in Form von Blattkissen oder Blattpolstern, Flügelung usw. häufig der Fall ist.

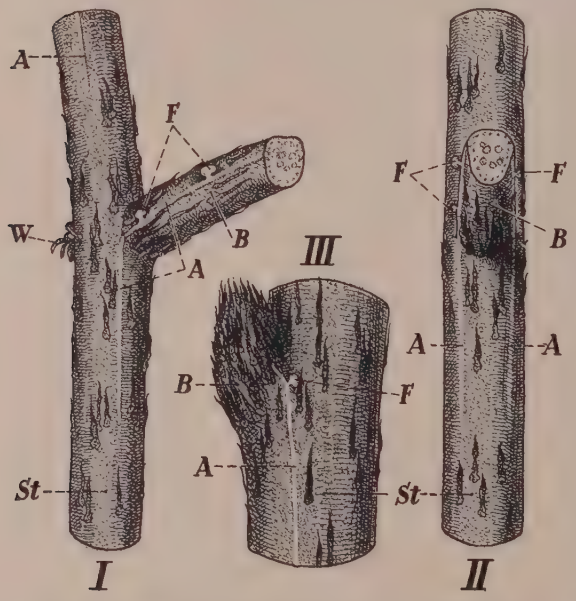

Fig 8. Stenochlaena tenuifolia. I, II Sproßstück (*St*) mit einem Blatt (*B*, nur die Basis gezeichnet) in Seiten- und Vorderansicht. III Sproßstück (*St*) mit jungem Blatt (*B*). *F* Rudimentärfiedern, *A* Aërophorstreifen, *W* Haftwurzeln. Sproßachse und Blätter mit zerstreuten Spreuschuppen bedeckt. (Vergr. in I und II 1½fach, in III 2fach. W. Schwarz delin.)

Die Aërophorstreifen an Stiel und Rhachis des Stenochlaenablattes fallen mit dessen Flanken zusammen, geben also etwa den Verlauf der unterdrückten Spreitenränder an. Am Stengel entsprechen sie dann jenen Stellen, wo bei Samenpflanzen die sich auf den Sproß fortsetzenden Blattränder oft flügelartig herablaufen. Es ist deshalb nicht erstaunlich, wenn bei St. palustris entlang diesen Linien, die in Fig. 2 I und II mit *A* beschriftet wurden, die Rudimentärfiedern (*F* in Fig. 2 I und II) aufgereiht sind.

Zur Erläuterung des Gesagten soll noch St. tenuifolia herangezogen werden (Fig. 8). Die Rudimentärfiedern (*F*) sind bei ihr zwar fast ausnahmslos auf den Blattstiel beschränkt, jedoch ziehen sich die Aërophorstreifen (*A*) weit am Stengel herab. Angenommen, es wäre auch der in Fig. 8 I mit *B* bezeichnete basale Abschnitt des Blattstiels noch mit

der Achse (*St*) vereinigt, so erhielten wir ein ganz ähnliches Bild wie in Fig. 2 I, d. h. die beiden Rudimentärfiedern (*F*) stünden nicht am Blattstiel, sondern auf der Sproßachse. Daß eine solche „Verlagerung" auch bei St. tenuifolia gelegentlich (wenn auch nur andeutungsweise) vorkommt, zeigt Fig. 8 III, wo die Fieder bei *F* eigentlich schon nicht mehr der Blattbasis, sondern der Sproßachse (*St*) angehört. Sie steht an der Stelle, wo der Aërophorstreifen (*A*) nach dem jungen, ganz in Spreuschuppen eingehüllten Blatt (*B*) hin abbiegt. In einem Falle beobachtete ich sogar, daß sie sich 1 cm unter dem Blattansatz befand.

Es belegt St. palustris durch die Ausgliederung von Rudimentärfiedern aus der Sproßoberfläche also in besonders lehrreicher Weise die Tatsache, daß auch bei den Farnen die Blattbasen vielfach mit dem Sproß verbunden bleiben und mit ihm zusammen sich in die Länge entwickeln. Die Pflanze ist überhaupt unter den Filicales das bisher einzig bekannte Beispiel dafür, daß die Ränder der mit dem Sproß vereinigten Blattabschnitte an der Spreitenbildung in Form der Ausbildung von Fiedern teilnehmen.

Zusammenfassung.

1. Die Blätter von Stenochlaena palustris sind wie die vieler anderer Farne durch den Besitz eigenartiger Rudimentärfiedern an der Blattbasis ausgezeichnet.

2. Rudimentärfiedern derselben Form finden sich aber auch auf den Sproßinternodien in Längereihen angeordnet.

3. Ebenso wie die Rudimentärfiedern erstrecken sich auch die Aërophorstreifen vom Blatt auf die Achse, an der sie weit herablaufen.

4. Die Erklärung dafür ist in der Berindung des Stengels durch die Blattbasen zu suchen. Auch die äußerlich nicht hervortretenden Blattränder erstrecken sich also auf die Sproßachse.

5. Das Auftreten von Rudimentärfiedern auf der Sproßachse erklärt sich aus deren Berindung durch die Blattbasen. Stenochlaena palustris ist unter den Farnen der bisher einzig bekannte Fall, daß die mit der Achse verbundenen Blattränder an der Spreitenbildung teilnehmen, ein Verhalten, das bei den Samenpflanzen häufig vorkommt. Die Rudimentärfiedern entsprechen etwa einer unterbrochenen Flügelung des Stengels.

Literaturverzeichnis.

1. Beccari, O., Malesia, 2. Bd. Genova 1884—1886.
2. Beddome, R. H., Handbook of the Ferns of British India, Ceylon and the Malay Peninsula. Calcutta usw. 1883.
3. Bonnier, G., Les nectaires. Ann. sc. nat., 6. sér., **8**, 1 (1878).
4. Diels, L., Polypodiaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, Abt. 4, S. 139. Leipzig 1902.
5. Goebel, K., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh., herausg. von K. Goebel, Heft 1. Jena 1922.
6. — —, Morphologische und biologische Studien. VIII. Über Schleimfarne und Aërophore. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **36**, 84 (1926).
7. — —, Morphologische und biologische Studien. XIII. Weitere Untersuchungen über die Gruppe der Drynariaceen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **39**, 117 (1928).
8. — —, Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 2. Bd. Jena 1930.
9. Hofmeister, W., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkrytogamen III. Abh. k. Sächs. Ges. d. Wiss., mathem.-phys. Kl., **3**, 601. Leipzig 1857.
10. — —, Referat über: Stenzel, Karl G.: Untersuchungen über Bau und Wachstum der Farne. II. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen. Flora **46**, 171 (1863).
11. Karsten, H., Die Vegetationsorgane der Palmen, eine vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchung. Abh. Akad. Wiss. zu Berlin, Jahrg. 1847, S. 73. Berlin 1849.
12. Mettenius, G., Über einige Farngattungen. II. Plagiogyria. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **1**, 265. Frankfurt a. M. 1854—55.
13. — —, Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig 1856.
14. Raciborski, M., Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg. Flore de Buitenzorg, publiée par le Jardin Botanique de l'Etat, **1**. Leiden 1898.
15. Schumann, E., Die Acrosticheen und ihre Stellung im System der Farne. Flora **108**, 201 (1915).

VI. Über die Blattbildung von Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. und Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze.

Mit 8 Abbildungen im Text

I.

Unter dem Speziesnamen Lomariopsis sorbifolia (L.) Fée führt Christ in seiner Synopsis der „Farnkräuter der Erde" (4, S. 39) eine Pflanze auf, die, von anderen Merkmalen abgesehen, durch die Vielgestaltigkeit ihrer Blätter ausgezeichnet ist.

„Kleine, junge, besonders amerikanische Exemplare zeigen kurze ovale Fiedern und breit herablaufend geflügelte Spindel.

Am meisten aber variiert sie in Ostasien, indem sie, neben ausgebildeten Blättern, an alten Rhizomen Verzweigungen bildet, die oft mit Stacheln besetzt sind und einen Anflug höchst veränderter, kleiner Adventivblätter von dünner, fast durchscheinender Textur und hellem Grün tragen, die bald an ein Polypodium, bald an ein Asplenium oder an eine Davallia erinnern, und die mit den Trichomanes ähnlichen Gebilden am Blattstiel der Cyathea capensis die meiste Analogie haben."

Auch Diels (5, S. 251), der im übrigen Lomariopsis sorbifolia nach dem Vorgange von J. Smith (16, S. 149) zu Stenochlaena stellt, hat sich der Auffassung Christs angeschlossen und die alt- und neuweltlichen Formen für spezifisch identisch erklärt. Es ist aber ein Irrtum, wenn a. a. O., S. 254 auch Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd. dieselbe Heterophyllie zugeschrieben wird. Zwar ist die Keimungsgeschichte dieser Pflanze, von der in Mitteilung V ausführlicher die Rede war, noch nicht bekannt und es ist nicht ausgeschlossen, daß auf dem Keimungsstadium reicher gegliederte Blätter auftreten als an den erwachsenen Pflanzen. Für wahrscheinlich möchte ich es jedoch nicht halten. An den zahlreichen Exemplaren, die ich in den verschiedensten Teilen des malayischen Archipels zu beobachten Gelegenheit hatte, war niemals auch nur eine Andeutung von Heterophyllie der sterilen Blattorgane vorhanden.

Was nun die verschiedenen Formen von Stenochlaena „sorbifolia" anlangt, so hat schon Mettenius (14, S. 296) die ostasiatischen Funde, die auch bei Smith (a. a. O., S. 150) mit St. sorbifolia und anderen Arten dieses Genus verquickt sind, abgesondert und in seiner neugegründeten Gattung Teratophyllum zusammengefaßt. Es handelt sich

im wesentlichen um T. aculeatum Mett.; die zweite von Mettenius beschriebene Art, T. articulatum Mett., gehört zu Polybotrya. Später hat besonders Goebel (8, S. 540; 9, S. 1057 und 11, S. 1203) Zweifel an der Berechtigung der Vereinigung von Teratophyllum mit Stenochlaena sorbifolia geäußert. Auch van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 430) behandelt die asiatischen Arten selbständig und reiht sie als Sektion Teratophyllum bei Stenochlaena ein, wohin sie schon von Kunze in seiner Bearbeitung der Filices Javae Zollingerianae (15, S. 142) gegestellt worden waren. Neben St. aculeata Kze. (Fig. 1) führt er eine zweite, bereits von Blume abgebildete und als Olfersia (Leptophyllum) gracilis bezeichnete Spezies, St. gracilis Kze. (Fig. 2), auf.

Es ist in der Tat erstaunlich, daß es zu einer Verwechslung so verschiedener Pflanzen, wie es St. sorbifola einerseits und die Teratophyllum-Arten andererseits sind, hat kommen können. Vielleicht trägt die Schuld daran die Beschaffenheit der Folgeblätter, die bei den beiderlei Formen einander recht ähnlich sind, wenngleich einem geübten Auge auch an ihnen unschwer die Unterscheidung gelingt. Sehr charakteristische Unterschiede sind ferner die mehr oder minder reichliche Bestachelung des Rhizoms bei St. aculeata, worauf der Speziesname Bezug nimmt, ferner die dichte Beschuppung der jüngeren Sproßteile von St. sorbifolia. Die Schuppen sind 8—10 mm lang und sitzen mit breiter Basis der Achse an, während die bei weitem weniger zahlreichen Schuppen, die sich an den Sproßachsen von St. aculeata finden, nur eine Länge von 0,8—1 mm erreichen und an fransenartigen Fortsätzen Drüsenzellen tragen.

Besonders in die Augen springend ist der Unterschied in der Gestaltung der Primärblätter. Sie erinnern bei St. sorbifolia entfernt an die Laubblätter von Sorbus aucuparia, was wohl den Speziesnamen der Pflanze veranlaßt hat. Ganz anders ist ihre Gestalt bei den Arten von Teratophyllum. Sie weichen hier von den einfach-gefiederten Folgeblättern so weit ab, daß sie von Kunze (15, S. 142) und Mettenius (14, S. 296) geradezu als „frondes abnormes“ bzw. als „folia anomalia“ bezeichnet und von Hooker (12, Taf. 56 D), allerdings unter Vorbehalt, einer „Davallia achilleifolia“ zugeschrieben werden konnten (Fig. 1 und 2). Von „Adventivblättern“ zu sprechen, wie es Christ in der schon einleitend angeführten Beschreibung von „St. sorbifolia“ tut, ist natürlich gänzlich unzulässig, worauf auch Goebel (8, S. 540) hingewiesen hat.

Eingehender als es in den bis dahin erschienenen Diagnosen der Systematiker geschehen war, hat Karsten (13, S. 143) die Blattbildung von St. aculeata geschildert. Nach ihm unterliegt es keinem Zweifel,

daß die verzweigten Blätter, denen er zum Unterschied von den „Luftblättern“ die Funktion der Aufnahme atomsphärischen Wassers zuschreibt und deshalb die Bezeichnung „Wasserblätter“ beilegt, Jugendformen dar-

Fig. 1. Stenochlaena aculeata, nach Blume. Oben Sproßabschnitt mit Folgeblättern, denen zwei der Folgeform sich annähernde Primärblätter vorausgehen. Unten links Sproßabschnitt mit stark zerteilten Primärblättern.

stellen. Dieser Auffassung steht nicht im Wege, daß „Wasserblätter“ auch nach der Bildung von „Luftblättern“ noch hervorgebracht werden können.

Fig. 2. Stenochlaena gracilis, nach Blume. In der Mitte Sproßabschnitt mit Primärblättern und einem Folgeblatt, dessen basale Fiedern noch die Jugendform ganz oder teilweise festhalten. Rechts oben Fieder eines Primärblattes; links oben Teil der Sekundärfieder eines Primärblattes; rechts unten Blattfieder, in der Primär- und Folgeblattcharaktere gemischt auftreten.

Indes ist die Primärblattbildung bei beiden Formen, St. sorbifolia sowohl wie St. aculeata, nur oberflächlich untersucht. Auch Karsten standen nur ältere Exemplare von St. aculeata zur Verfügung. Wie Goebel schon in der 1. Auflage seiner Organographie (8, S. 540) betont hat, wäre bei dieser aber gerade die Blattgestaltung der Keimpflanzen von besonderem Interesse. Solche zu beobachten war mir an zwei Stellen des malayischen Archipels möglich, zuerst im Gebirge Nordsumatras und später auf der Sumatra im Westen vorgelagerten Insel Siberut, wo die Pflanze unweit der Küste in geringer Höhe über dem Meeresspiegel wuchs[1]).

Zu den Untersuchungen an St. sorbifolia diente mir das schöne Material des Münchener Herbariums, in dem namentlich Jugendformen reichlich vertreten sind.

Es wird sich zeigen, daß beide Pflanzen zwar zunächst ähnliche Primärblätter bilden, weiterhin aber in deren Gestaltung große Differenzen sich ergeben. Bei St. aculeata treten sehr bald Blattorgane auf, die hochgradig asymmetrisch sind, ja überhaupt nur eine Spreitenhälfte entwickeln und deshalb wie halbierte Blätter aussehen. Erst wenn die Pflanze beträchtlich erstarkt ist, werden die von den Autoren beschriebenen, reich verzweigten „Wasserblätter" gebildet. Ausgegangen sei aber von St. sorbifolia, weil diese Art bei weitem einfachere Verhältnisse darbietet.

II.

Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. ist wie die anderen Arten der Gattung eine Liane mit tauartigen, lang kletternden Sprossen, die in den neuweltlichen Tropen von Westindien bis Südbrasilien zuhause ist. Die Jugendstadien werden vielfach als Bodenpflanzen mit kriechendem Rhizom angetroffen, gehen aber, sowie sie eine Stütze erreichen, an der sie emporklettern können, zu lianenartigem Wachtum über.

Die Keimpflanzen weisen stets eine Reihe von äußerlich recht verschieden aussehenden Primärblättern auf. Die jüngsten derselben, die mir entgegentraten, haben die in Fig. 3 I—III dargestellte zwei- bis vierlappige Gestalt. Sie erinnern, auch ihrer geringen Ausmaße wegen, stark an die Blätter gewisser Trichomanes-Arten. Von solchen sind sie aber schon darin unterschieden, daß das Gewebe ihrer Spreitenfläche aus 3—4 Zellschichten besteht (der Epidermis der Ober- und Unterseite und 1—2 Lagen von Mesophyllzellen) und auf ihrer Unter-

1) Vgl. darüber die Angaben in der ersten dieser „Mitteilungen" (17, S. 164 und 168)!

seite Spaltöffnungen vorhanden sind, die mit den großen Interstitien des Mesophylls kommunizieren.

Die Gliederung dieser Primärblätter erfolgt durch einfache Gabelung. Wenn sich der größere der beiden Blattzipfel in Fig. 3 I in derselben Weise teilt wie das ganze Blatt, erhält man die Form der Fig. 3 II, aus dieser auf dem gleichen Wege das Primärblatt Fig. 3 III, an dem schon eine Rhachis zu erkennen ist, welcher die kürzer bleibenden Gabeläste der Spreite als Seitenfiedern ansitzen.

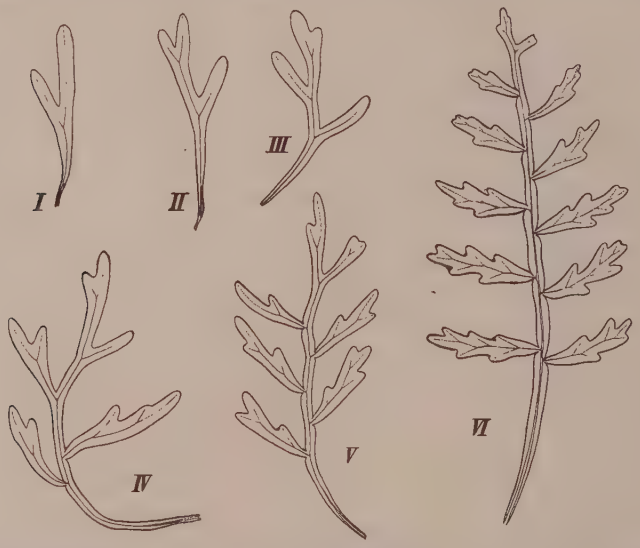

Fig. 3. Stenochlaena sorbifolia. I—III Primärblätter, die an einer Keimpflanze aufeinanderfolgten. IV—VI Spätere Primärblattformen. (Vergr. in I—IV 3fach, in V und VI 2fach.)

Die folgenden Primärblätter (Fig. 3 IV und V) zeigen schon mehr „monopodialen" Bau; namentlich ist das der Fall bei dem Blatt Fig. 3 VI, das unten mit einem geflügelten Stiel beginnt, dessen Säume sich in die der Rhachis fortsetzen. Daß aber auch dieses „monopodiale" Blatt durch dichotome Verzweigung seines Scheitels zustande gekommen, also eigentlich sympodial gebaut ist, zeigt sich an der Spitze, wo dieselben Verhältnisse zu beobachten sind wie an der Spreite der ersten Primärblätter. Diesen gegenüber ist an den Fiedern der späteren Organe auch Verzweigung eingetreten, die ebenfalls durch Dichotomie erfolgt.

Der Übergang des Primärblattstadiums in das der Folgeblätter geht ganz allmählich vor sich. Die zuerst gebildeten Folgeblätter zeigen

noch eine ihrer ganzen Länge nach geflügelte Rhachis. Später ist die Flügelung nur noch am Ende der Spreite wahrzunehmen (Fig. 4 I). An den Folgeblättern älterer Pflanzen ist sie auch hier auf schmale, oberflächlicher Beobachtung entgehende Säume reduziert.

Die Folgeblätter sind habituell ähnlich denen von St. palustris und tenuifolia, nur fehlen ihnen die für jene Arten so charakteristischen Rudimentärfiedern. Außerdem sind Unterschiede in der Nervatur vorhanden. Bei St. palustris laufen dem Mittelnerven der Fieder zwei sympodiale Längsnerven parallel, von denen die untereinander gleich-

Fig. 4. I Stenochlaena sorbifolia, Ende eines Folgeblattes mit geflügelter Rhachis. II Stenochlaena aculeata, Ende eines Folgeblattes. Rhachis nicht geflügelt und Fiedern (auch die Endfieder) gelenkartig von ihr abgesetzt. (Verkl. W. Schwarz delin.)

gerichteten Seitennerven nach dem Fiederrand abzweigen. Man vergleiche dazu die Darstellung bei Goebel (10, S. 33). Bei St. sorbifolia sind die sympodialen Längsnerven nicht vorhanden, so daß die Seitennerven von der Mittelrippe ihren Ursprung nehmen.

III.

Die Folgeblätter der Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. stimmen im wesentlichen mit denen von St. sorbifolia überein. Nur ist an ihnen eine Flügelung der Rhachis auch andeutungsweise nicht zu erkennen. Selbst die Endfieder, deren Spreitenflügel bei St. sorbifolia häufig in die Säume der Rhachis übergehen (Fig. 4 I), ist hier auffallend, fast könnte man sagen gelenkartig an der Rhachis inseriert (Fig. 4 II). In

diesen „Gelenken", die auch an der Basis der Seitenfiedern vorhanden sind, erfolgt häufig eine Abgliederung.

Was den Unterschied von Primär- und Folgeblättern anlangt, so hat schon Karsten (13, S. 144) die naheliegende Annahme zurückgewiesen, als handle es sich um die Verschiedenheit steriler und fertiler Blattorgane. Vielmehr liegt hier ein ähnliches Verhalten wie bei einer Reihe anderer Farne vor: die Jugendblätter sind höher gegliedert als die Folgeblätter, ohne daß letztere fertil zu sein brauchten. In diesem Sinne wird St. aculeata auch von Giesenhagen (7, S. 119, hier unter dem Speziesnamen „sorbifolia") und Goebel (11, S. 1188) besprochen[1]).

Gelegentlich scheinen Zwischenbildungen zwischen Primär- und Folgeblättern aufzutreten, wie sie auch bei anderen heterophyllen Farnen häufig zu beobachten sind. Es sind allemal die zuerst gebildeten basalen Fiedern bzw. die basalen Teile einzelner Fiedern, denen der Primärblattcharakter noch anhaftet. Oben geht das Blatt in normale Folgeblattfiedern über. Derartige Zwischenformen werden z. B. von Karsten (13, S. 144) erwähnt. Ich selbst habe sie an meinem Material nicht angetroffen, jedoch mich von ihrem Vorkommen an Exemplaren des Münchener Herbariums überzeugen können. Ein sehr schönes Beispiel dieser Art ist in Fig. 2 nach Blume (2, Taf. 95) für St. gracilis wiedergegeben, wo sich der Primärblattcharakter sozusagen in die Folgeblätter einschleicht. Umgekehrt haben an dem in Fig. 1 abgebildeten Exemplar von St. aculeata (Blume, a. a. O., Taf. 96) die höher am Stengel stehenden Primärblätter in ihrer oberen Hälfte Folgeblättern sich angenähert, von denen sie sich wesentlich nur durch ihre geringere Größe unterscheiden.

Was den anatomischen Bau der Primär- und Folgeblätter von St. aculeata betrifft, so hat darüber besonders Karsten (13, S. 145) genauere Angaben gemacht. Vor allen ist die Leitbündelversorgung der beiderlei Blattformen hervorzuheben. Während in die Folgeblätter 2—4 Leitbündel eintreten, empfangen die „Wasserblätter" nur je einen schwachen Strang. Auch sonst erweisen sich die zerteilten Primärblätter als Hemmungsbildungen der Folgeblätter. Ihre Lamina besteht nur aus 2—4 Zellagen, die der Folgeblätter aus 6—8 Zellschichten. Der Interzellularenreichtum des Mesophylls der Folgeblätter ist bedeutend, in den „Wasserblättern" sind die Interzellularen zwar „nicht ganz verschwunden, treten aber weniger hervor als bei der

1) Daß an den zerteilten Jugendblättern Sporangien auftreten, wie Blume (3, S. 205) angibt, konnte ich niemals beobachten. Auch Fée (6, S. 71) betrachtet Blumes Bemerkung als einen Irrtum.

anderen Blattform". Spaltöffnungen finden sich sowohl an den Primär- wie an den Folgeblättern nur auf der Unterseite der Lamina.

Im allgemeinen haben die Folgeblätter eine viel derbere Textur als die Primärblätter; auch ihre Färbung ist verschieden. Erstere sind dunkelgrün mit einem sehr charakteristischen Blauglanz, die Primärblätter dagegen freudiggrün. Es führt bei ihnen auch die Epidermis der Blattoberseite Chloroplasten. Eine Stütze für die Karstensche Deutung dieser Jugendorgane als „Wasserblätter" könnte man darin erblicken, daß sie, wie Goebel (11, S. 1203) angibt, benetzbar sind. Sie besitzen aber, wie mich eigene Untersuchung lehrte, eine recht derbe Kutikula, welche der an den Folgeblättern in nichts nachsteht. An eine Wasseraufnahme durch die Oberfläche sind sie den Folge-

Fig. 5. Stenochlaena aculeata, Primärblätter. Nähere Erklärung im Text. (Vergr. in I—V 3fach, in VI 2fach.)

blättern gegenüber also nicht in spezifischer Weise angepaßt. Nachdem ich die Pflanze auch lebend beobachtet habe, möchte ich mich den kritischen Einwänden Goebels in vollem Umfang anschließen.

Hier kommt es hauptsächlich darauf an, die Blattbildung von St. aculeata von den Keimungsstadien an zu verfolgen. Denn bislang sind nur die späteren, stark zerteilten Primärblätter bekannt. Diesen gehen aber einfachere Formen voraus, von denen schon erwähnt wurde, daß sie extrem asymmetrisch entwickelt sind.

Die ersten Primärblätter (Fig. 5 I und II) stimmen im wesentlichen mit denen von St. sorbifolia überein und bauen sich wie diese durch dichotome Verzweigung des Scheitels auf. Fig. 5 I entspricht vollkommen dem Blatte Fig. 3 II, das folgende Primärblatt (Fig. 5 II) mit seinen vier Spreitenzipfeln hat sein Analogon bei St. sorbifolia in Fig. 3 III. Nur sind die Primärblätter von St. aculeata gedrungener, was aber auch von den Standortsverhältnissen veranlaßt sein kann.

Während nun bei St. sorbifolia von dem Stadium Fig. 3 III ab eine konsequente Weiterentwicklung der Primärblätter in der schon angelegten Richtung stattfindet, und schließlich die in Fig. 3 IV—VI dargestellten Formen zustandekommen, gehen bei St. aculeata die den Blättern Fig. 5 I und II folgenden Organe zu asymmetrischer Ausbildung über. Nach Primärblatt Fig. 5 II trat an derselben Pflanze, die schon zu kletterndem Wachstum übergegangen war, ein Primärblatt von der Form Fig. 5 III auf, an dem die linke Spreitenhälfte gefiedert ist, die rechte Hälfte dagegen nur als schmaler Laminarsaum erscheint. Auch dieses Blatt hat sich im Verlauf seiner Entwicklung dichotom verzweigt, nur mit dem Unterschied, daß die schwächeren Gabeläste alle auf einer Seite sich befinden und wie Seitenfiedern eines gehälfteten symmetrischen Blattes sich darbieten.

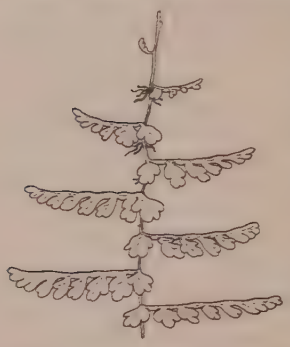

Fig. 6. Stenochlaena aculeata, Ende einer jungen Pflanze mit kletternder Sproßachse. Die asymmetrischen Primärblätter sind horizontal zu denken, stehen also senkrecht von der Unterlage ab. (Vergr. 2 fach. W. Schwarz delin.)

Der anatomische Aufbau dieser einfachsten Primärblätter zeigt in der Hauptsache schon dieselben Züge, die für die späteren Formen bereits zu erwähnen waren. Die Lamina besteht aus drei Zelllagen, d. h. den beiderseitigen Oberhautschichten, die eine Lage von Mesophyllzellen zwischen sich fassen. Diese führen zahlreiche Chloroplasten, die in geringer Menge auch in den Epidermiszellen der Blattunterseite vorhanden sind. In der Epidermis der Oberseite fehlen sie. Im Mesophyll lassen sich kleine Interzellularräume nachweisen. Spaltöffnungen sind auf der Unterseite in größerer Zahl vorhanden.

Die streng asymmetrische Ausbildung des Blattes Fig. 5 III wird auch an den folgenden Primärblättern beibehalten (Fig. 5 IV—VI). Mit dem Erstarken der Pflanze nehmen auch diese an Größe zu, indem das Spitzenwachstum längere Zeit andauert und demgemäß eine Vermehrung der Fiederzahl stattfindet. Außerdem erfahren die Fiedern selbst eine Verzweigung, die in derselben Weise erfolgt wie an den ersten Primärblättern Fig. 5 I und II. Schon an dem Blatte Fig. 5 III beginnt sich die Basalfieder zu gabeln, in Fig. 5 IV hat die Verzweigung schon auf die zweite Fieder übergegriffen und in Fig. 5 V und VI ist der größte Teil der Fiedern bereits in Fiedern 2. Ordnung aufgelöst.

Eigenartig ist die Stellung der Blätter an der jungen Pflanze. Fig. 6 stellt das Ende eines Sprosses mit Primärblättern vom Oberwinter des in Fig 5 V gezeichneten dar. Die Lamina befindet sich in horizontaler Lage, die Blätter stehen also radiachsmartig von der Ober-

I II

Fig. 7. Stenochlaena aculeata. Jugendform. Die in I dargestellte Pflanze zeigt an der Basis noch die Form der Primärblätter der Pflanze in Fig. 6, darüber stehen höher gegliederte Primärblätter von der Form Fig. 5 VI. II Unteres Jugendstadium mit ebenfalls extrem asymmetrischen Primärblättern. Wo von der Spitzen abgesehen Fiedern auf beiden Seiten der Rhachis zu stehen scheinen, beruht dies auf mangelhafter Präparation. Nach 1929 auf Sumatra gesammeltem Herbarmaterial. Verk.

fläche des Baumstammes, an dem die Pflanze emporwuchs, ist und sind nicht etwa dem Substrat angepreßt, wenn sie sich auch in der Längserstreckung ihrer Unterlage anschmiegen und deshalb häufig gekrümmt erscheinen (Fig. 5 VI und Fig. 7 I).

Man könnte versucht sein, auf diese Wuchsform die Asymmetrie der Primärblätter zurückzuführen. Für Hymenophytum malaccense, eine thallose Jungermanniacee, war mitzuteilen (17, S. 214), daß sie vielfach ein vertikales Substrat (z. B. Felswände) bewohnt, auf dem sie mit ihrer Längsachse horizontal kriecht. In solchen Fällen sind die Pflanzen ziemlich regelmäßig asymmetrisch ausgebildet, d. h. es bleibt der dem Substrat zugekehrte Flügel der Thallusfläche unentwickelt, während der andere sich stark verbreitert und horizontal von der Unterlage absteht. Für die Unterdrückung der einen Thallushälfte sind hier die äußeren Umstände verantwortlich zu machen. Das flächenhafte Auswachsen des Thallus ist wie die Spreitenentwicklung der Laubblätter höherer Pflanzen von einer gewissen Lichtintensität abhängig, die auf der dem Substrat zugekehrten Seite nicht erreicht wird, weshalb hier die Thallusfläche rudimentiert.

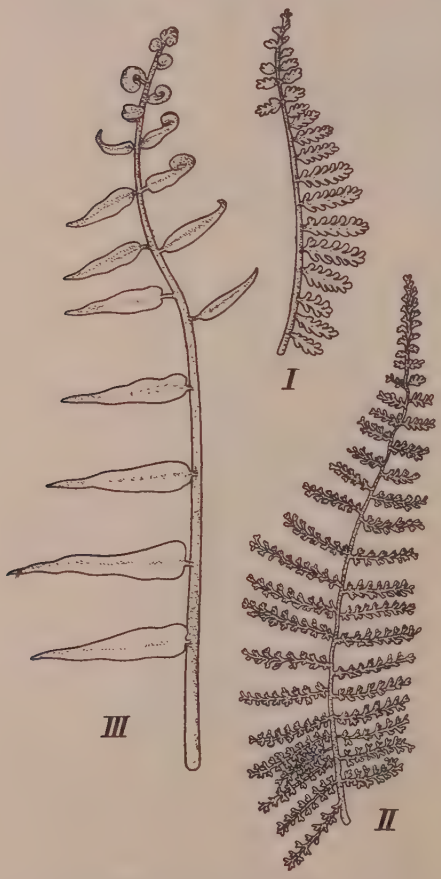

Fig. 8. Stenochlaena aculeata. I Primärblatt, das an seiner Spitze zu beiden Seiten der Rhachis Fiedern ausgebildet hat, im übrigen aber einseitig gefiedert ist. II Primärblatt einer älteren Pflanze, das (von der Basis abgesehen) beiderseits gefiedert ist. Die Fiedern der linken Blatthälfte sind länger als die rechten. III Junges Folgeblatt, an der Spitze noch eingerollt. Die Fiederung reicht links bis nahe zur Basis, rechts setzt sie erst höher ein. (Vergr. 2 fach. W. Schwarz delin.)

Gleiches für die asymmetrischen Primärblätter von St. aculeata anzunehmen, dürfte aber nicht angängig sein. Denn auch an den Folgeblättern, die vom Substrat weit abstehen, wird häufig noch eine beträchtliche Asymmetrie angetroffen, darin zum Ausdruck kommend, daß auf der dem Substrat zugekehrten Seite der Rhachis die Fiederbildung bedeutend höher einsetzt als in der anderen Blatthälfte (Fig. 8 III).

Die asymmetrische Umbildung der Blätter dürfte hier also von der Gesamtsymmetrie der Pflanze hervorgerufen sein, ähnlich etwa wie bei Ulmus, Begonia, Klugia und anderen Samenpflanzen. Unter den Farnen erinnert die Gliederung der fertilen Blätter von Marsilia-Arten stark an dieses Verhalten. Sonst ist meines Wissens eine ähnlich große Abhängigkeit der Blattsymmetrie von der Dorsiventralität der Sproßachse bei Farnen bisher nicht bekannt geworden.

Merkwürdig ist die Ausbildung der späteren Primärblätter („Wasserblätter"), die den Folgeblättern vorausgehen oder seltener mit ihnen zusammen gebildet werden. An ihnen ist die Asymmetrie vollständig aufgehoben oder doch nur schwach angedeutet, indem die Fiedern der geminderten Spreitenseite etwas kürzer sind als die auf der geförderten Seite stehenden (Fig. 8 II). Diese Blätter liegen auch zum Unterschied von den vorausgehenden der Stammoberfläche als ganze an, scheinen also eine abweichende Empfindlichkeit für Lichtreize zu besitzen. Zwischen ihnen und den früheren Primärblättern gibt es aber Übergänge. Fig. 8 I zeigt ein derartiges Blatt, an dem zwar die Spreite noch stark asymmetrisch entwickelt ist, immerhin aber Fiedern nicht nur auf der geförderten, sondern nahe der Spitze auch auf der geminderten Seite auftreten.

Anhangsweise seien noch die eigenartigen Stacheln erwähnt, mit denen die freie Oberfläche des Sprossses gewöhnlich zahlreich besetzt ist und die ein sehr gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber St. sorbifolia abgeben. Nur bei der var. inermis von St. aculeata soll nach van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 430) das Rhizom „rather smooth" sein. Goebel (11, S. 1203) hält die Stacheln für verdornte Wurzeln, was zunächst viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die anatomische Untersuchung ergab jedoch keine Anhaltspunkte für diese Auffassung, im Gegenteil: es stellte sich heraus, daß es sich um bloße Emergenzen handelt, Stellen der Sproßoberfläche, unter denen die Zellen des peripheren Sklerenchymmantels in radialer Richtung gestreckt sind und so eine dornartige Hervorragung zu Wege bringen. Die Epidermis der Sproßachse zieht ohne Unterbrechung über diese Emergenzen hin, was bei endogenem Ursprung, wie er auch für eine Dornwurzel anzunehmen wäre, nicht der Fall sein könnte.

Zusammenfassung.

1. Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. und Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. sind zwei nicht nur geographisch sondern auch morphologisch deutlich unterschiedene Arten.

2. St. sorbifolia gehört den Tropen der neuen Welt (Westindien bis Südbrasilien) an, während St. aculeata und die ihr verwandten

Formen altweltlich sind und ihr Hauptverbreitungsgebiet in der malayischen Region einschl. Philippinen haben.

3. Die morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Arten erstrecken sich unter anderem auf die Oberflächenbeschaffenheit und die Beschuppung der Sproßachse, an der bei St. aculeata eigenartige Stacheln (Emergenzen) auftreten, vor allem aber auf die Primärblattbildung.

4. Bei St. sorbifolia beginnen die Keimpflanzen mit Blättern von dichotom-sympodialem Aufbau, indem sich abwechselnd der linke und der rechte Ast gabelt. Es folgen sodann Blätter, die ein Sympodium mit gestreckter Achse (Rhachis) darstellen, an der die kürzeren Gabeläste als Fiedern stehen. Für die späteren Primärblätter ist besonders die starke Flügelung der Rhachis charakteristisch. Diese ist auch noch an den Folgeblättern zu erkennen, namentlich am Übergang der Endfieder in die Rhachis.

5. Die Keimpflanzen von St. aculeata bilden zunächst ähnliche Primärblätter wie St. sorbifolia. Die folgenden sind durch eine hochgradige Asymmetrie ausgezeichnet, indem nur die der Oberseite der dorsiventralen Sproßachse zugekehrte Blatthälfte Fiedern entwickelt. Diese streng asymmetrischen Primärblätter stehen senkrecht vom Substrat ab.

6. Die späteren Primärblätter, die stark zerteilt sind und von Karsten als „Wasserblätter" bezeichnet wurden, sind mehr oder weniger symmetrisch gebaut und liegen dem Substrat an. Zwischen ihnen und den vorausgehenden Primärblättern gibt es Übergangsbildungen, an denen auch die geminderte Blatthälfte Fiedern hervorbringt, entweder nur an der Spitze oder bis nahe an die Basis.

7. Die Folgeblätter von St. sorbifolia und St. aculeata sind äußerlich wenig verschieden. Jedoch zeigt die Rhachis bei ersterer gewöhnlich eine Andeutung von Flügelung, die an der Spitze auffallend hervortreten kann. Bei St. aculeata sind an der Basis der Fiedern (auch der Endfieder) gelenkartige Insertionsstellen vorhanden, die den Folgeblättern von St. sorbifolia fehlen. Außerdem sind auch die Folgeblätter häufig asymmetrisch, d. h. in der geförderten Spreitenhälfte tiefer herab gefiedert als in der geminderten.

8. Der Übergang von den Primär- zu den Folgeblättern vollzieht sich bei St. sorbifolia allmählich, bei St. aculeata dagegen meist unvermittelt. Jedoch treten bei dieser Art (und ebenso bei St. gracilis) anscheinend nicht selten Zwischenbildungen auf, indem entweder im oberen Teil der Primärblätter Folgeblattcharaktere sich zeigen oder die basalen Fiedern von Folgeblättern denen von Primärblättern gleichen.

Literaturverzeichnis.

1. Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K. van, Malayan Ferns and Fern Allies. Supplement 1. Batavia 1916.
2. Blume, C. L. et Fischer, J. B., Flora Javae nec non insularum adjacentium. Filices. Bruxellis 1828.
3. Blume, C. L., Enumeratio plantarum Javae et insularum adjacentium minus cognitarum vel novarum ex herbariis Reinwardtii, Kohlii, Hasseltii et Blumii. Ed. II. Hagae 1830.
4. Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.
5. Diels, L., Polypodiaceae. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, Abt. 4, S. 139. Leipzig 1902.
6. Fée, A. L. A., Mémoires sur la famille des Fougères. II. Histoire des Acrostichées. Strasbourg 1844—1845.
7. Giesenhagen, K., Asplenium viride Huds. forma daedalum. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels. Flora **123**, 105 (1928).
8. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 1. Aufl. Jena 1898—1901.
9. — —, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 2. Bd. Jena 1915—1918.
10. — —, Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh., herausg. von K. Goebel, Heft 1. Jena 1922.
11. — —, Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 2. Bd. Jena 1930.
12. Hooker, W. J., Species Filicum, 1. Bd. London 1846.
13. Karsten, G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **12**, 117 (1895).
14. Kuhn, M., Filices. Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi, herausg. von F. A. G. Miquel, **4**, 276 (1868—1869).
15. Kunze, G., In filices Javae Zollingerianas aliasque ex herbario Mericandiano observationes. Bot. Ztg. **6**, 97 (1848).
16. Smith, J., An arrangement and definition of the genera of Ferns, with observations of the affinities of each genus. Journal of Botany, ed. by Hooker, **4**, 147 (1842).
17. Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Über Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich. Flora **125**, 155 (1930).

VII. Über die Heterophyllie von Lindsaya repens (Bory) Bedd.

Mit 7 Abbildungen im Text.

I.

Zu den Farnlianen der malayischen Flora gehören auch einige mit stark verlängerter Sproßachse ausgestattete Lindsaya-Arten, die, unter sich nur wenig verschieden, gewöhnlich als L. repens (Bory) Bedd., L. pectinata Bl. und L. scandens Hook. beschrieben werden, aber nur schwer spezifisch auseinanderzuhalten sind. Schon Mettenius (3, S. 277) hat deshalb L. pectinata lediglich als Form von L. repens aufgefaßt. Und ebenso ist Raciborski (4, S. 142) verfahren, der außerdem L. scandens zu L. repens zieht, von der sie sich nach ihm nur durch die gekerbten Fiedern unterscheidet. Was L. pectinata betrifft, so möchte auch ich mich der Auffassung anschließen, daß es sich nur um eine Varietät von L. repens handelt. L. scandens jedoch scheint mir besser als eigene Art beibehalten zu werden. Während nämlich L. repens und deren var. pectinata stets nur einfach gefiederte Blätter besitzen, kommen bei L. scandens anscheinend ziemlich häufig auch doppeltgefiederte Blattorgane vor, die denen erdbewohnender Lindsaya-Arten (z. B. von L. decomposita Willd.) gleichen.

In diesem Zusammenhang interessiert uns vor allem L. repens, eine Art, die durch ihre Heterophyllie in mancher Hinsicht an Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. erinnert. Die Heterophyllie ist wie bei dieser bedingt durch die abweichende Gestaltung der Primärblätter, worauf Raciborski (4, S. 142) erstmals aufmerksam gemacht hat. Es sind nämlich die Fiedern der Jugendblätter nicht ganzrandig, sondern durch tiefe Einschnitte vom Rande her in eine größere Zahl schmaler Zipfel aufgelöst, wodurch ein von dem der erwachsenen Pflanze stark abweichender Habitus der Jugendform hervorgerufen wird. Solche Primärblattstadien hat Kuhn (3, S. 277) als var. laciniata Mett. aufgeführt, teilweise wurden sie auch unter anderen Speziesnamen beschrieben (L. hymenophylloides Blume, L. delicatula Christ, L. capillacea Christ). In Fig. 1 sind zwei derartige Jugendformen dargestellt. Die ältere Pflanze in Fig. 2, die bereits einen ansehnlichen, etwa 1 m langen Sproß entwickelt hatte, ist oben zur Bildung von Folgeblättern übergegangen. Zwischen diesen und den tiefer stehenden Primärblättern

sind Übergangsformen vorhanden: Blätter, deren basale Fiedern noch Primärblattcharaktere festhalten, oben aber wie an richtigen Folgeblättern gestaltet sind.

Die Primärblätter tragen, wie auch Raciborski (4, S. 142) betont, niemals Sori. Aber auch die Folgeblätter sind zunächst steril, d. h. es treten vor den fertilen Folgeblättern zuerst sterile auf. Die Verschiedenheit von sterilen und fertilen Blättern deckt sich also hier

Fig. 1. Lindsaya repens, zwei junge Pflanzen mit Primärblättern. Folgeblätter sind noch nicht gebildet. (Verkl.)

so wenig wie bei anderen Farnen (z. B. Drynaria- und Stenochlaena-Arten) mit dem Unterschied von Primär- und Folgeblättern.

Die Blattbildung von L. repens wird verständlicher, wenn wir sie im Zusammenhang mit den Blattformen anderer Lindsaya-Arten betrachten, etwa von L. decomposita Willd. und L. Blumeana (Hk.) Kuhn, die ich beide in größerer Zahl beim Aufstieg auf den Gunung Ilehena auf Hitu (Ambon) antraf (5, S. 170). Auch L. repens kommt auf der Insel Ambon vor (5, S. 177). Weit üppiger aber als dort habe ich sie im Gebirge Nordsumatras gefunden, wo sie einen auffälligen Bestand-

teil der Farnflora der unteren und mittleren Gebirgszone darstellt, wenn sie auch an Größe des Wuchses weit hinter anderen Farnlianen

Fig. 2. Lindsaya repens, ältere Pflanze. Oben Folgeblätter, unten Primärblätter. Dazwischen Mittelformen zwischen beiden. (Verkl.)

(namentlich Stenochlaena-Arten) zurückbleibt und sich darin eher mit Trichomanes auriculatum Bl. vergleichen läßt.

Ferner soll hier die biologische Bedeutung der Heterophyllie geprüft werden. Christ führt L. repens in seiner „Geographie der Farne“ (2, S. 70) in dem Abschnitt über „Wasserblätter“ auf, indem er ihre Primärblätter mit denen von Stenochlaena aculeata vergleicht. Er spricht sogar von „exquisiten und hoch differenzierten Wasserblättern“, die eine „überaus zarte Trichomanes-Struktur“ aufweisen sollen[1]). Wenn dies tatsächlich zuträfe, läge in L. repens vielleicht ein wirkliches Beispiel von „Wasserblättern“ vor, während die Annahme Karstens, daß Stenochlaena aculeata derartige, zur Aufnahme atmosphärischen Wassers befähigte Organe besitze, sich nach unseren Ausführungen in der vorausgehenden „Mitteilung“ nicht bestätigen ließ.

II.

Der Besprechung der Blattbildung von Lindsaya sei L. decomposita Willd. zugrundegelegt. Vor den Folgeblättern erscheinen hier einfach gefiederte Primärblätter, die deutlich gestielt sind und eine verlängerte Spreite besitzen. Diese läuft oben vielfach in einen Fortsatz mit geflügelter Rhachis aus, an dem die Fiedern nur als Randlappen hervortreten (Fig. 3 I). Der dichotom-sympodiale Aufbau des Blattes, an dem die kurzen Gabeläste zu Fiedern werden, ist hier nicht zu verkennen. Bemerkenswert ist, daß an den Primärblattfiedern häufig „Prosori“ auftreten; daß diese ausreifen, habe ich nicht beobachtet.

Auf die Primärblätter, die mit dem Erstarken der Pflanze ebenfalls an Länge zunehmen, folgen zunächst dreiteilige Übergangsblätter und auf diese erst die eigentlichen Folgeblätter, die je nach der Stärke des Sprosses, an dem sie stehen, 5—9 Fiedern 1. Ordnung ausgliedern. Fig. 3 II zeigt ein Stück einer solchen. Die Fiedern 2. Ordnung, mit denen sie beiderseits besetzt ist, sind ausgesprochen asymmetrisch, indem die basiskope Hälfte der Fiedersprеite nur als schmaler Laminarsaum entwickelt ist. Die geförderte Seite ist durch seichte Randeinschnitte gelappt. Die Sori stehen am Ende der Lappen auf der Unterseite.

Ganz ähnlich aufgebaut sind die Folgeblätter von L. Blumeana (Hk.) Kuhn Jedoch unterscheiden sie sich von L. decomposita durch die Gestalt der Fiedern 2. Ordnung. Diese sind am akroskopen Rand nicht etwa bloß leicht gelappt, sondern tief eingeschnitten. Demgemäß

1) Diese Auffassung ist auch in das Handbuch von van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 202) übergegangen.

erscheint ihre Spreite in einzelne Zipfel aufgelöst, an deren Ende auf der Unterseite die Sori sich befinden (Fig. 3 IV und V). Die Gliederung der Lamina spiegelt in diesem Fall die gabelige offene Nervatur wieder, während bei L. decomposita Querverbindungen zwischen den Nerven vorhanden und auch die Nervenendigungen nur teilweise frei sind (Fig. 3 III). Die Fiedern der Primärblätter (Fig. 3 I) aber haben auch hier eine vollkommen offene Nervatur.

Wenn wir nunmehr zur Besprechung der Blattbildung von L. repens übergehen, so ist vor allem zu erwähnen, daß hier sämtliche

Fig. 3. I—III Lindsaya decomposita. I Primärblatt, II Fieder 1. Ordnung und III Fieder 2. Ordnung eines Folgeblattes. IV, V Lindsaya Blumeana. IV Fieder 1. Ordnung und V Fieder 2. Ordnung eines Folgeblattes. (I, II, IV $^2/_3$ nat. Größe, in III Vergr. 2 fach, in V 3 fach.)

Blätter nur einfach gefiedert sind, also auch die Folgeblätter die einfache Gestalt aufweisen, die bei L. decomposita und L. Blumeana nur den Primärblättern zukommt.

Dagegen sind die Fiedern 1. Ordnung bei Primär- und Folgeblättern verschieden gestaltet, wie in Fig. 4 I und II gezeigt ist. Dazwischen gibt es Übergänge, d. h. Blätter, an denen die basalen Fiedern noch Primärblattcharakter tragen, die späteren aber wie an Folgeblättern entwickelt sind (Fig. 4 III).

Die Fiedern der Primärblätter von L. repens (Fig. 5 I) sind vergleichbar den Blattfiedern 2. Ordnung von L. Blumeana (Fig. 3 V). Wie diese sind sie in Zipfel „aufgelöst", die jedoch nicht bloß einfach, sondern zweimal gabelig verzweigt sind. Nur an der Fiederspitze macht sich

eine Vereinfachung bemerkbar. Es kommt aber häufig auch das Gegenteil vor: nämlich eine Förderung der Spreitenentwicklung am Fiederende, die sich darin ausspricht, daß die Fieder daselbst nach beiden Seiten hin sich ausbreitet, während sonst die basiskope Hälfte keine Auszweigungen bildet (Fig. 5 II).

An den schon erwähnten Übergangsblättern finden sich meist zahlreich Fiedern von der in Fig. 5 III und IV dargestellten Form. Sie stehen zwischen Primär- und Folgeblattfiedern, insofern als sie in der unteren Hälfte vollflächig ausgebildet sind oder doch eine deut-

Fig. 4. Lindsaya repens. I Oberer Teil eines Primärblattes, II eines Folgeblattes, III Basis eines Übergangsblattes. (Nat. Größe.)

liche Tendenz dazu erkennen lassen. Im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung erleiden sie aber einen „Rückfall" auf die Primärblattform.

Es ist klar, daß die Nervatur in den verzweigten Fiedern eine offene ist und mehr oder weniger eine dichotome Zusammensetzung zeigt. Aber auch die Fiedern der Folgeblätter (Fig. 5 V) verhalten sich darin nicht anders. Selbst unter den Sori findet keine Vereinigung der Nervenendigungen statt.

Wir sehen also, wie bei L. repens an ein und derselben Pflanze bei Primär- und Folgeblättern eine Fiedergestaltung nacheinander hervortritt, die sonst auf verschiedene Arten der Gattung verteilt ist. Bei L. Blumeana wird von hier aus betrachtet die Jugendform dauernd fest-

gehalten, bei L. decomposita und ähnlichen ist eine ausgeprägte Jugendform überhaupt nicht vorhanden, sondern die Blattfiedern nehmen von vorneherein den Charakter an, den sie bei L. repens erst an den Folgeblättern über die Zwischenstufen zwischen diesen und den Primärblättern erreichen.

III.

Christ hat die Primärblätter von L. repens in Anlehnung an die Ausführungen Karstens über Stenochlaena aculeata als „Wasserblätter" bezeichnet (2, S. 70) und ihnen, wie schon erwähnt, eine „überaus zarte Trichomanes-Struktur" zugesprochen. Dadurch würde diese Pflanze „mit einem dimorphen Teil ihres Aufbaues einen Rückschlag zu einer älteren systematischen Gruppe: eben den Hymenophyllaceen, markieren". Es fragt sich, ob wirklich die anatomischen Unterschiede

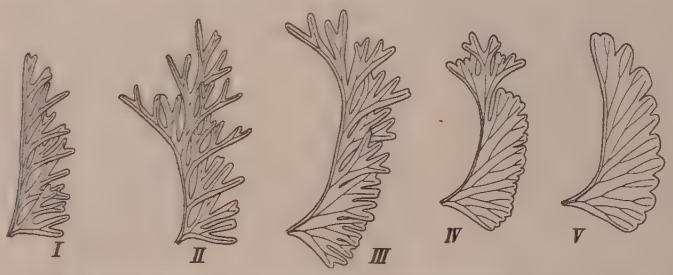

Fig. 5. Lindsaya repens. I, II Fiedern von Primärblättern; III, IV Übergangsformen zwischen Primär- und Folgeblattfiedern, V Folgeblattfieder. (Vergr. 2fach.)

zwischen Primär- und Folgeblättern der L. repens diese Ansicht zu stützen vermögen und die Bezeichnung „Wasserblätter" für die Primärblätter rechtfertigen können.

Was Stenochlaena aculeata anlangt, so haben wir gesehen, daß die Primärblätter zwar einfachere anatomische Verhältnisse zeigen als die Folgeblätter und diesen gegenüber als Hemmungsbildungen betrachtet werden können; sie besitzen eine recht kräftige Kutikula und zahlreiche Stomata auf der Unterseite. Von einer Ähnlichkeit mit dem Bau der Blätter von Hymenophyllaceen kann keine Rede sein und auch die Annahme, es handle sich um wasserabsorbierende Blattorgane, ist aller Wahrscheinlichkeit nach nicht haltbar.

An L. repens fällt schon bei oberflächlicher Betrachtung die verschiedene Färbung der Primär- und Folgeblätter auf. Erstere sind dunkelgrün, letztere heller bis freudig grün. Das weist auf größeren Chlorophyllgehalt der Primärblätter hin, der sie zu einer erhöhten

Assimilationsleistung befähigen und insofern von Bedeutung sein dürfte, als es um den Lichtgenuß der jungen Pflanze weit ungünstiger bestellt ist wie um den der Folgeblätter, die sich gewöhnlich erst bilden, wenn die Pflanze bereits zu lianenartigem Wachstum übergegangen ist.

Die Schilderung des anatomischen Baues der Blätter wollen wir mit der Darstellung der Verhältnisse bei L. decomposita und L. Blumeana einleiten. Fig. 6 I und II zeigt Querschnitte durch die Spreite bzw. Spreitenzipfel der Blattfiedern dieser Pflanze, aus denen zu ersehen ist, daß das Mesophyllgewebe lediglich aus 2—3 Lagen von Zellen besteht, zwischen denen große Interzellularen vorhanden sind. Die Epidermis ist auf der Ober- und Unterseite wohl entwickelt und führt auf letzterer zerstreute Spaltöffnungen. Die Kutikula tritt nach Behandlung der Schnitte mit Sudan-Glyzerin besonders auf der Oberseite sehr deutlich

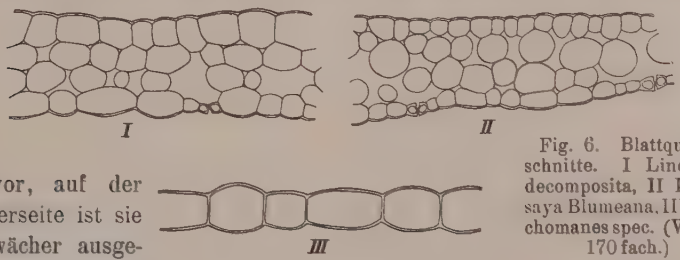

Fig. 6. Blattquerschnitte. I Lindsaya decomposita, II Lindsaya Blumeana, III Trichomanes spec. (Vergr. 170fach.)

hervor, auf der Unterseite ist sie schwächer ausgebildet. Bemerkenswert ist, daß bei beiden Arten sowohl das Mesophyll wie die beiderseitigen Epidermislagen Chloroplasten führen. Auffallend reich daran sind die Epidermiszellen der Oberseite, die bei L. Blumeana (Fig. 6 II) auch durch ihre trichterförmige Gestalt ausgezeichnet sind. Es kommt also im anatomischen Bau dieser Blätter zum Ausdruck, daß sie ausgesprochenen Schattenpflanzen angehören. Von einer Annäherung an die Struktur der Hymenophyllaceenblätter kann aber keine Rede sein und ebensowenig davon, daß sie befähigt sind atmosphärisches Wasser in einem für die Pflanze irgendwie bedeutsamen Ausmaß zu absorbieren.

Die Blattanatomie von L. repens ist aus den Querschnitten der Fig. 7 zu ersehen. Fig. 7 I und II sind solche durch Folgeblattfiedern, III ist ein Querschnitt durch eine Primärblattfieder. An den Folgeblättern kann man im Mesophyll im allgemeinen vier Lagen von Zellen, zwischen denen sich weite Interzellularen befinden, unterscheiden (Fig. 7 I); manchmal sinkt die Zahl der Schichten auch auf zwei herab (Fig. 7 II), so daß der Querschnitt ganz ähnlich dem in Fig. 6 I für L. decomposita dargestellten wird. Spaltöffnungen treten nur auf der Unterseite auf.

Beide Fiederseiten sind aber mit einer deutlich nachweisbaren, sogar recht starken Kutikula überzogen. Chloroplasten führt nicht nur das Mesophyllgewebe, sondern auch die beiderseitige Epidermis, doch sind sie in den Epidermiszellen weniger zahlreich als im Mesophyll, letzteres besonders zum Unterschied von den Primärblättern.

An diesen (Fig. 7 III) fällt vor allem die größere Querschnittsdicke auf, die deshalb überrascht, weil das Mesophyll nur aus 2—3 Lagen von Zellen besteht. Die Mesophyllzellen sind hier aber sehr groß. Der von den Interzellularen eingenommene Raum ist eher geringer als bei den Folgeblättern. Wie bei diesen sind die Außenwände der Epidermiszellen beider Blattseiten stark kutinisiert. Spaltöffnungen sind nur auf der Unterseite vorhanden.

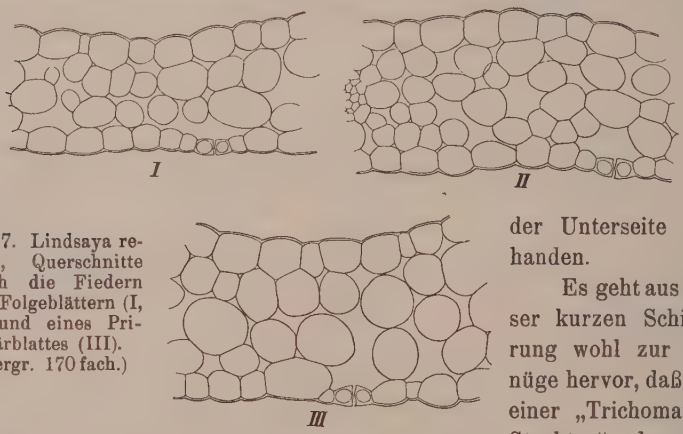

Fig. 7. Lindsaya repens, Querschnitte durch die Fiedern von Folgeblättern (I, II) und eines Primärblattes (III). (Vergr. 170fach.)

Es geht aus dieser kurzen Schilderung wohl zur Genüge hervor, daß von einer „Trichomanes-Struktur" der Jugendblätter von L. repens unter keinen Umständen gesprochen werden kann. Man vergleiche nur Fig. 7 III mit Fig. 6 III, in welch letzterer ein Querschnitt durch die Lamina eines Trichomanes spec. dargestellt ist. Vielmehr handelt es sich um echte „Luftblätter", die noch dazu den Folgeblättern strukturell in hohem Grade ähnlich sind.

Nur in einem Punkte besteht ein merklicher Unterschied. Im Gewebe der Folgeblattfiedern sind die Chloroplasten, wie schon zu erwähnen war, sozusagen diffus verteilt, am zahlreichsten sind sie in den Mesophyllzellen. Ganz anders in den Primärblattfiedern! Hier führt das Mesophyll und die Epidermis der Unterseite nur sehr wenig Chloroplasten, wohingegen sie in den Zellen der oberseitigen Epidermis zahlreich enthalten sind. Wir können also eine Annäherung an das Verhalten von L. Blumeana feststellen, mit deren Sekundärfiedern die Primärblattfiedern von L. repens auch morphologisch weitgehend übereinstimmen

Um „Wasserblätter" handelt es sich keinesfalls. Den Folgeblättern gegenüber weisen die Primärblätter lediglich erhöhten Schattenblattcharakter auf und man kann sie deshalb von ihnen als „Schattenblätter" unterscheiden, was auch im Einklang steht mit ihrer dunkelgrünen Färbung.

Zusammenfassung.

1. Die Heterophyllie von Lindsaya repens ist dadurch bedingt, daß die Blätter der Jugendform anders gestaltet sind als die Folgeblätter. Deren Fiedern sind am akroskopen Rande nur leicht gelappt; die Fiedern der Primärblätter jedoch sind in zahlreiche, ihrerseits wieder gegabelte Segmente aufgelöst.

2. Lindsaya repens vereinigt in ihren Jugend- und Folgeblättern die Blattformen anderer Lindsaya-Arten. Die Folgeblattfiedern stimmen in ihrer Umrißform überein mit den Sekundärfiedern von L. decomposita, die Fiedern der Primärblätter gleichen weitgehend den Sekundärfiedern von L. Blumeana. Primär- und Folgeblattfiedern von L. repens besitzen eine offene Nervatur.

3. Zwischen den Primär- und Folgeblättern von Lindsaya repens gibt es Übergangsformen, deren Fiedern durch eine Vereinigung der Primär- und Folgeblattcharaktere ausgezeichnet sind.

4. Die anatomische Untersuchung der Blätter von Lindsaya repens ergab keine Anhaltspunkte für die von Christ geäußerte Ansicht, daß die Primärblätter hochdifferenzierte Wasserblätter mit Trichomanes-Struktur seien. Man kann sie höchstens als „Schattenblätter" von den Folgeblättern unterscheiden, welch letztere erst entstehen, wenn die Pflanze bereits zu kletterndem Wachstum gelangt ist und über günstigere Lichtverhältnisse verfügt.

Literaturverzeichnis.

1. Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K. van, Malayan Ferns and Fern Allies. Supplement 1. Batavia 1916.
2. Christ, H., Die Geographie der Farne. Jena 1910.
3. Kuhn, M., Filices. Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi, herausg. von F. A. G. Miquel, **4**, 276 (1868—1869).
4. Raciborski, M., Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg. Flore de Buitenzorg, publiée par le Jardin Botanique de l'État, **1**. Leiden 1898.
5. Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich. Flora **125**, 155 (1930).

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung Veronica.

Von **Georg Weiß**, Reutlingen (Wttbg.).

Mit 42 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	418
Material und Methodik	419
Schema der Teilungsfolge im Embryosack	420
Spezieller Teil	421
1. Sektion Veronicastrum	422
Verwandtschaftsgruppe Gouani	422
„ Alpina	424
„ Fruticulosa	426
„ Glandulosa	427
„ Diffusa	427
2. Sektion Pseudolysimachia	428
3. Sektion Alsinebe	431
Verwandtschaftsgruppe Serpyllifolia	431
„ Acinifolia	431
„ Pellidosperma	432
„ Mikrosperma	433
„ Biloba	433
„ Agrestis	436
Verwandtschaftsgruppe Diplophyllum	437
„ Megasperma	439
4. Sektion Chamaedrys	444
Verwandtschaftsgruppe Pentasepala	444
„ Orientalis	445
„ Officinalis	446
„ Euphrasiaefolia	447
„ Aphylla	447
„ Multiflora	449
„ Calycina	450
„ Scutellata	450
5. Sektion Labiatoides	452
6. „ Beccabunga	453
7. „ Leptandra	454
8. „ Hebe	454
Allgemeiner Teil	457
Literaturverzeichnis	464

Einleitung.

Einzeluntersuchungen über Endospermhaustorien in der Gattung Veronica sind schon seit langer Zeit von sehr verschiedenen Seiten ausgeführt worden. Unter dem Gesichtspunkt, ob und inwieweit die Endospermhaustorien in den einzelnen Verwandtschaftskreisen der großen Gattung Veronica verschieden ausgebildet sind, ist erst Gscheidle (1924) an solche Untersuchungen herangetreten. Dieser Autor hat nicht unerhebliche, sehr charakteristische Differenzen feststellen können. Er hat fünf Typen der Haustorienbildung unterschieden, welche sich im

großen und ganzen für die folgenden Sektionen bzw. Gruppen als charakteristisch erwiesen: Hebe, Chamaedrys, Agrestis, Beccabunga und Leptandra bzw. Pseudolysimachia. Zweifellos war durch diese Untersuchungen gezeigt worden, daß den Endospermhaustorien eine Bedeutung bei der Sektions- bzw. Gruppeneinteilung der Gattung Veronica zukommt.

Gscheidle hatte aber im ganzen erst etwa 25 Arten auf die Haustorialbildungen studieren können. Da die Gattung über 200 Arten enthält, zudem Arten verschiedener Verwandtschaftskreise unter den von Gscheidle behandelten noch fehlten, so schien es erwünscht, dessen Untersuchungen durch das Studium weiterer Arten zu ergänzen.

Die Möglichkeit, eine solche Erweiterung durchzuführen, ist natürlich an das Vorhandensein geeigneten Materials gebunden. Es soll deshalb zunächst das verwendete Material näher ins Auge gefaßt werden.

Material und Methodik.

Gscheidles Material entstammte durchweg dem Pflanzenbestand des Botanischen Gartens Tübingen bzw. der Umgebung der Stadt. Einmal war nun seit Gscheidles Arbeit der Bestand des Botanischen Gartens an Veronica-Arten nicht unerheblich erweitert worden; zum anderen war es mir möglich, auch Material aus dem Botanischen Garten München-Nymphenburg und dem Alpengarten auf dem Schachen (im Wettersteingebirge, südlich von Garmisch-Partenkirchen) zu verwenden.

Auf diese Weise konnte nunmehr ein erheblich erweiterter Überblick über die Gattung gewonnen werden.

Es erscheint mir von Vorteil, zunächst auf die hier angewandte Methodik, welche von Gscheidle nur sehr kurz behandelt wurde, etwas näher einzugehen.

Um möglichst alle Entwicklungsstadien zu erhalten, wurden von mehreren Exemplaren alle Fruchtknoten von der Blüte bis etwa zur halbreifen Frucht rasch herauspräpariert und sofort in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Es empfiehlt sich, das Fixieren möglichst auf einen sonnigen Vormittag zu verlegen, weil andernfalls die ersten Zellteilungen nach der Befruchtung nur schwer zu erhalten sind. Damit die Fixierungsflüssigkeit möglichst rasch zu den Samenanlagen eindringen konnte, wurde beim Entfernen der jungen Früchte vom Stiel ein Teil der Fruchtknotenwand mit abgeschnitten. Dadurch wurde erreicht, daß die Früchte meist sofort untersanken, so daß das Auspumpen entweder entbehrlich wurde, oder doch auf ein Mindestmaß beschränkt werden konnte. Ein längeres Verweilen des Materials unter dem ausgepumpten Rezipienten kann leicht Anlaß zu Schädigungen geben. Im allgemeinen wurde nie länger als eine Minute ausgepumpt.

Als Fixierungsflüssigkeit empfiehlt Gscheidle das nach Petrunkewitsch zusammengestellte Fixierungsgemisch. Nach meiner Erfahrung aber erwies sich die

Carnoysche Flüssigkeit (3 Teile Alkohol absol. und ein Teil Eisessig) sowohl einfacher als vorteilhafter, so daß diese regelmäßig zur Verwendung kam.

Von einigen weiteren methodischen Einzelheiten sei hervorgehoben: Das von auswärts geholte Material wurde an Ort und Stelle mit Carnoy 24 Stunden lang fixiert, mit 70%igem Alkohol ausgewaschen und in ein Aufbewahrungsgemisch gebracht, das sich sehr gut bewährte. Es bestand aus je einem Teil dest. Wasser, Alkohol absol. und Glyzerin. — Im Winter wurde Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 52°, im Sommer mit einem solchen von 56° verwendet. — Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Früchte. Sie betrug 10 Mikron bei jungen Fruchtknoten und 15 Mikron bei Früchten. Beim Schneiden wurde das Objekt so eingestellt, daß die Schnittfläche parallel zur Breitseite verlief.

Das Färben geschah mit Heidenhains Hämatoxylin in der bekannten Weise. Zur Herstellung der Zeichnungen wurde der Abbésche Zeichenapparat verwendet.

Bei der Schilderung der Endospermentwicklung wird nach dem Vorgang Gscheidles die Samenanlage so orientiert werden, daß sich die Mikropyle oben und die Chalaza unten befindet.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sollen in einem speziellen und einem allgemeinen Teil gesondert zur Darstellung kommen.

Schema der Teilungsfolge im Embryosack nach der Befruchtung auf Grund der vorliegenden Untersuchungen.

Der befruchtungsfähige Embryosack (Fig. 1) ist in seiner typischen Form langgestreckt und besitzt in seinem oberen Teil eine kopfförmige Erweiterung, in welcher der Eiapparat untergebracht ist. Synergiden und Eizelle sitzen mit einem verschmälerten Füßchen der Wand des Embryosacks an. Den mittleren Teil desselben nehmen die beiden Polkerne ein, die durch ihre Größe meist sofort auffallen. Der Zeitpunkt ihrer Vereinigung ist in der Gattung Veronica nicht einheitlich. In der Regel bleiben sie bis zum Eintritt der Befruchtung getrennt, liegen aber nahe beieinander; in anderen Fällen verschmelzen sie alsbald nach ihrer Bildung zum sekundären Embryosackkern. Auf Einzelheiten wird bei Besprechung der verschiedenen Arten näher eingegangen werden. Die wie gewöhnlich am unteren Ende des Embryosacks sich befindenden Antipoden sind meist ziemlich unscheinbar und verschwinden nach der Befruchtung verhältnismäßig rasch.

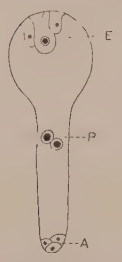

Fig. 1. Fertiger Embryosack (Schema). *E* Eizelle mit den beiden Synergiden, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

Der Vorgang der Befruchtung bei Veronica wird von Meunier (1897, S. 303), für andere Scrophulariaceen-Arten von Schmid (1906) beschrieben.

Nach der Befruchtung (Fig. 2) teilt sich der sekundäre Embryosackkern und liefert zwei Tochterkerne, zwischen die sich alsbald eine Querwand einschiebt, die zumeist nach oben gewölbt ist. Aus der unteren so gebildeten Zelle geht das Chalazalhaustorium hervor.

Die obere Zelle liefert das Endosperm und das Mikropylarhaustorium. Sie teilt sich zunächst durch eine Längswand (Fig. 3), worauf die Eizelle zwischen den auseinanderweichenden Wandhälften zum Endosperm herunterwandert (Fig. 4), wo sie sich zu teilen beginnt, um schließlich zum Embryo zu werden. (Die abweichenden Verhältnisse bei der Verwandtschaftsgruppe Megasperma s. dort.) Unterdessen wird in den beiden Längshälften der oberen Zelle je eine weitere Querwand gebildet.

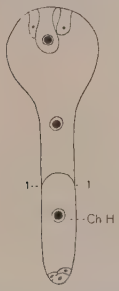

Fig. 2. *1—1* erste Wand im befruchteten Embryosack (Schema). *Ch. H.* Ursprungszelle des Chalazalhaustoriums.

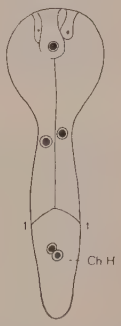

Fig. 3. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack (Schema). *Ch. H.* Chalazalhaustorium.

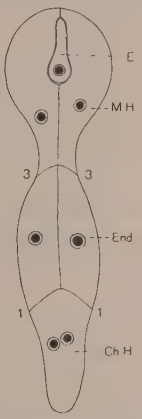

Fig. 4. Die ersten drei Zellwände im Embroysack nach der Befruchtung (Schema). *Ch. H.* Chalazalhaustorium, *M. H.* Mikropylarhaustorium, *End.* Endosperm, *E* Eizelle.

Aus dem oberen Teil entsteht dann das nur anfänglich oder aber dauernd zweiteilige Mikropylarhaustorium. Das untere Zellpaar liefert durch erneute Teilungen das Endosperm.

Die weitere Entwicklung verläuft in den beiden Haustorien, ebenso wie bei den einzelnen Arten bzw. Gruppen verschieden.

Spezieller Teil.

Im folgenden sollen die neu untersuchten Veronica-Arten — unter Bezugnahme auf frühere Untersuchungen anderer Arten — behandelt werden. Bei der Darstellung wird dieselbe Anordnung der Arten eingehalten werden, die jüngst von Römpp (1928) in seiner Arbeit: „Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung Veronica", aufgestellt wurde.

1. Sektion Veronicastrum Bentham.

Die Sektion Veronicastrum wird allgemein als ursprünglich in der Gattung aufgefaßt, so daß die Frage der Endospermhaustorien gerade in dieser Sektion von besonderem Interesse ist. Römpp teilt die Sektion in fünf Verwandtschaftsgruppen ein: Gouani, Alpina, Fruticulosa, Glandulosa und Diffusa.

Verwandtschaftsgruppe Gouani.

Gscheidle war der erste, welcher Angehörige der Verwandtschaftsgruppe Gouani auf die Haustorialbildungen des Endosperms untersuchte. Es standen ihm zwei Arten zur Verfügung: Veronica gentianoides Vahl und V. Gouani Moretti (= V. Ponae Gouan).

Wir legen indessen aus später zu erörternden Gründen unseren Betrachtungen nicht Gscheidles Untersuchungen an diesen Arten zugrunde, sondern die Befunde, die bei

Veronica daisenensis Makino

erhalten wurden. Die Pflanze ist in Japan zu Hause und steht nach Römpp der V. senanensis Maxim. so nahe, daß sie spezifisch kaum von ihr zu unterscheiden sein dürfte. Das Material, welches im Botanischen Garten Tübingen im Jahr 1929 zum ersten Mal blühte, entstammt dem Botanischen Garten der Universität Tokio.

Der Embryosack ist hier von langgestreckter, schmaler Form ohne kopfförmige Erweiterung im oberen Teil, wie sie bei den anderen Arten fast stets gefunden wurde und wie sie auch im Schema (vgl. Fig. 1) dargestellt wurde. Auffallend ist hier das Verhalten der beiden Polkerne, die sich manchmal sofort nach ihrer Bildung zum sekundären Embryosackkern vereinigen; in anderen Fällen aber bleiben sie bis kurz vor der Befruchtung getrennt. Sie liegen dann mit abgeplatteten Wänden nahe beieinander. Sonst bietet die anfängliche Entwicklung nichts Besonderes.

Das Chalazalhaustorium ist keilförmig; es bildet zwei senkrecht aufeinanderstehende Längswände, wodurch es vierzellig wird (Fig. 5). Wir werden sehen, daß es stark an die ebenfalls vierzelligen Chalazalhaustorien der Sektion Pseudolysimachia erinnert. Es unterscheidet sich von diesen aber dadurch, daß es sich während der Weiterentwicklung viel weniger streckt und deshalb wesentlich kürzer bleibt, als es bei der genannten Sektion der Fall ist. Andererseits wird es aber da, wo es an das Endosperm grenzt, noch etwas breiter, so daß es zum Schluß einen ziemlich stumpfen Keil bildet, der gegen die Raphe zu oft recht-

winklig abgebogen ist und am Leitstrang endet (Fig. 6). Im Vergleich mit anderen Arten bleibt es stets verhältnismäßig klein.

Das längsgeteilte Mikropylarhaustorium besitzt einen ausgeprägten Halsteil, der sich oben allmählich erweitert, so daß Hals- und Kopfteil nicht deutlich getrennt sind (Fig. 6). Es ist mit Plasma dicht angefüllt und enthält zunächst zwei, später vier Kerne. Der zweiten Kernteilung folgt dann die Bildung einer nicht immer deutlichen Querwand, welche in den beiden Längshälften des Haustoriums eine obere

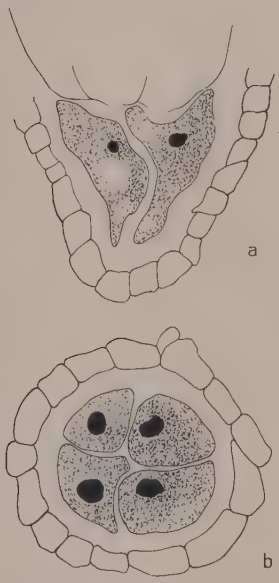

Fig. 5. V. daisenensis. Chalazalhaustorium; *a* längs, *b* quer.

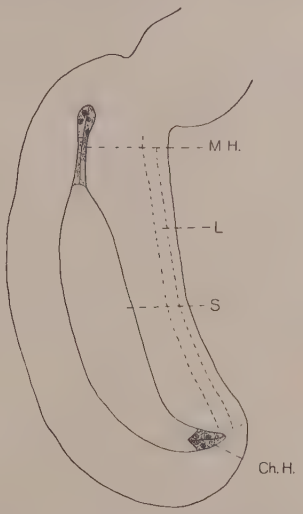

Fig. 6. V. daisenensis. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *S* Speichergewebe, *Ch. H.* Chalazalhaustorium, *M. H.* Mikropylarhaustorium, *L* Leitgewebe.

und eine untere Zelle voneinander trennt (vgl. auch Sekt. Pseudolysimachia). Die ursprüngliche Längswand wird mit der Zeit wenigstens teilweise resorbiert.

Für das Endosperm ist auffallende Plasmaarmut sowie Zartheit der Zellwände besonders charakteristisch, so daß eine scharfe Differenzierung den Haustorien gegenüber Platz greift. Beim Weiterwachsen des Endosperms wandern dessen Zellen zum Teil in die Haustorien ein.

Charakteristisch für V. daisenensis ist also das vierteilige, keilförmige Chalazalhaustorium; ferner stellen die

Querwände im Mikropylarhaustorium eine Besonderheit dar. Auch die erwähnten Verhältnisse im Endosperm sind hier recht bezeichnend. Auf Beziehungen zu Pseudolysimachia kommen wir weiter unten zurück.

Über die anfänglichen Entwicklungsstadien im Embryosack von Veronica gentianoides Vahl, die zweifellos auch hier den im Übersichtsschema beschriebenen Verhältnissen entsprechen, liegen Untersuchungen in diesem Falle nicht vor, weshalb die Besprechung von V. daisenensis vorangestellt wurde.

Sehr einfach bietet sich uns das Chalazalhaustorium dar. Es ist von länglicher Gestalt, einzellig-ungeteilt, reich mit Plasma gefüllt und zweikernig. Später wird es von eindringenden Endospermzellen ausgefüllt.

Das Mikropylarhaustorium, welches aus einem gestreckten Halsteil, der an das Endosperm ansetzt und einem kopfigen Endteil besteht, ist anfänglich zweikernig, später vierkernig und nach Verschwinden der ursprünglichen Längswand einzellig.

Veronica Gouani Moretti (= V. Ponae Gouan) stimmt im allgemeinen durchaus mit den Verhältnissen bei V. gentianoides überein; doch tritt insofern für diese Art eine Abänderung auf, als hier längsgeteilte, zweizellige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vorkommen.

Es ist also innerhalb der Verwandtschaftsgruppe Gouani eine fortschreitende Reduktion vom vierzelligen Chalazalhaustorium bei V. daisenensis, über V. Gouani mit nicht ganz einheitlichem Verhalten, zum ungeteilten Chalazalhaustorium bei V. gentianoides festzustellen. Einzelheiten siehe bei Gscheidle (S. 159).

Verwandtschaftsgruppe Alpina.

Das untersuchte Material stammte aus dem Alpengarten auf dem Schachen. Eine Untersuchung der Haustorialverhältnisse lag noch nicht vor.

Veronica alpina L.

fällt sofort durch die Kleinheit ihrer Samenanlagen und dementsprechend auch diejenige des Embryosacks auf. Dieser zeigt die typische Ausbildung. Die beiden Polkerne sind gegenüber den anderen Embryosackkernen besonders groß, vor allem ihre Nukleolen; sie befinden sich im unteren Teil des Embryosacks, wo sie sich aneinander legen, so daß die zusammenstoßenden Wände abgeplattet erscheinen. Wann die Verschmelzung zum sekundären Embryosackkern stattfindet, konnte nicht beobachtet werden.

Es ließ sich hier besonders schön feststellen (Fig. 7), wie sich an die erste Querwand nach oben hin eine Längswand anschließt, welche sich etwas später bis zum unteren Ende des Embryosacks verlängert, wodurch dieser insgesamt in zwei Längshälften geteilt wird. So ist die Entstehung des zweigeteilten Chalazalhaustoriums gegeben. Besonders deutlich war hier auch zu beobachten, wie die befruchtete Eizelle zwischen den beiden Längshälften des Embryosacks ins Endosperm herunterwandert, wo sie sich dann zu teilen beginnt.

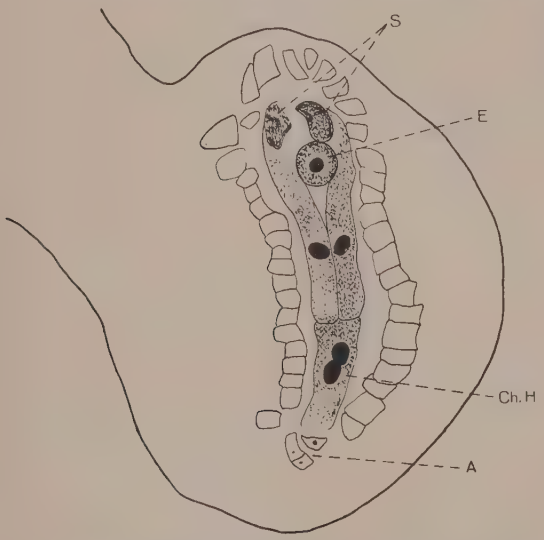

Fig. 7. V. alpina. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch.H.* Chalazalhaustorium; *E* Eizelle; *S* Synergiden; *A* Antipoden.

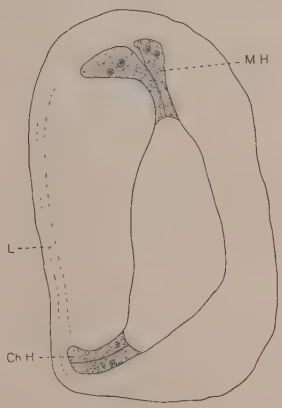

Fig. 8. V. alpina. Endosperm, Übersicht. *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium, *L* Leitgewebe.

Das, wie eben ausgeführt, zweiteilige Chalazalhaustorium ist keilförmig, besitzt zwei Kerne und ist mit stark färbbarem Plasma erfüllt. Eine weitere Teilung des Chalazalhaustoriums findet später nicht mehr statt. Dagegen biegt es auf späteren Stadien gegen die Raphe hin etwas um und legt sich mit verbreitertem Ende an das Leitbündel an (Fig. 8).

Das Mikropylarhaustorium bleibt zweizellig, enthält aber vier Kerne. Es bildet einen Hals- und Kopfteil aus, die deutlich voneinander unterschieden sind (Fig. 8). Dieser Eindruck wird noch wesentlich verstärkt durch einen Vorgang, der im Lauf der weiteren Entwicklung eintritt und der bereits bei V. daisenensis zum Teil angedeutet ist. Die der Raphe zu gelegene Längshälfte des Mikropylarhaustoriums

biegt nämlich mit ihrem oberen Teil etwas stärker als die andere Hälfte gegen das Leitgewebe um. Dadurch entsteht im oberen Teil des Haustoriums ein klaffender Spalt, der sich erst etwa am Beginn der halsartigen Verengung schließt, wo er in die Längswand übergeht. Diese ist aber am unteren Ende des Haustoriums meist nicht mehr sichtbar. Es war deutlich zu beobachten, wie die benachbarten Endospermzellen sich zu teilen beginnen und in das Haustorium hineinwandern, wo ihre Zellwände aufgelöst werden. Die dadurch verursachte Vermehrung des Plasmagehaltes kommt durch eine intensive Färbung, die oft ins Schwarze übergeht, zum Ausdruck. Die hier angetroffenen Zellkerne haben also mit den primären Haustorialkernen nichts zu tun. Diese findet man fast immer im auseinanderklaffenden Teil des Haustoriums. Sie fallen durch ihre Größe und die unregelmäßige, oft zerlappte Gestalt ihrer Nukleolen sofort auf.

V. alpina ist also ausgezeichnet durch ein keilförmiges, zweiteiliges Chalazalhaustorium mit zwei Kernen und ein tiefgespaltenes, vierkerniges, sehr charakteristisches Mikropylarhaustorium. Beide Haustorien sind mit Plasma erfüllt.

Verwandtschaftsgruppe Fruticulosa.

Veronica fruticulosa L. ist von Gscheidle untersucht worden. Er gibt von ihrem Entwicklungsgang nur eine kurze Beschreibung ohne Abbildungen. Die nächstverwandte

Veronica fruticans Jacq.

wurde deshalb eingehend untersucht. Das Material stammte aus dem Tübinger Botanischen Garten. Wie bei V. alpina konnte auch hier festgestellt werden, daß es zunächst nicht zu einer Verschmelzung der beiden Polkerne kommt. Im fertigen Embryosack liegen diese etwa in der Mitte desselben, einander mehr oder weniger genähert; oft berühren sie sich mit den Wänden.

Das Chalazalhaustorium ist einzellig und nicht längsgeteilt, enthält aber zwei Kerne. Anfangs verläuft es ziemlich gerade und verbreitert sich etwas nach unten hin. Mit der Weiterentwicklung des Endosperms nähert es sich immer mehr dem Leitgewebe, indem es diesem zunächst gegen die Raphe hin folgt. Schließlich dringt es unter Auflösung der Zellen ins Leitgewebe ein und wächst sogar ein Stück weit in der Richtung zur Mikropyle vor, so daß es in älteren Stadien einen Bogen von annähernd 180° bildet. Meist ist das Ende zugespitzt, wodurch wohl das Eindringen in das Gewebe erleichtert wird.

Das Mikropylarhaustorium ist durch eine Längswand bis zur Eizelle zweigeteilt; es geht mit einem ziemlich schmalen Hals ins Speichergewebe über (Fig. 9). In seinem Kopfteil liegen zunächst vier Kerne, die sich immer mehr vergrößern und die schon von Schmid und Gscheidle bei anderen Arten geschilderten Hypertrophien aufweisen. Haben die Kerne eine gewisse Größe erreicht, so zerfallen sie manchmal in einzelne Bruchstücke, so daß dann in diesem Fall mehr als vier Kerne angetroffen werden. Zu einer klaffenden Aufspaltung des oberen Teiles des Haustoriums wie bei V. alpina kommt es hier nie.

Bei beiden Haustorien kann mit Leichtigkeit das Hereinwachsen von Endospermzellen beobachtet werden, wodurch ebenfalls eine Vermehrung der Kernzahl eintritt. Diese eingewanderten Kerne liegen dann immer in der Nähe des Speichergewebes. Sie können als sekundäre Haustorialkerne bezeichnet werden.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse mit dem, was Gscheidle über V. fruticulosa sagt, so zeigt sich, daß beim Chalazalhaustorium offenbar keine wesentlichen Unterschiede vorhanden sind. Er beobachtete auch, daß es unten breit umgebogen war. Wenn er dagegen das Mikropylarhaustorium mit demjenigen von V. Ponae vergleicht, das er als ausnahmsweise lang und dünn beschreibt und zeichnet, so ist festzustellen, daß dies wenigstens für V. fruticans nicht in diesem Maß zutrifft. Diese Art erinnert viel eher an V. serpyllifolia.

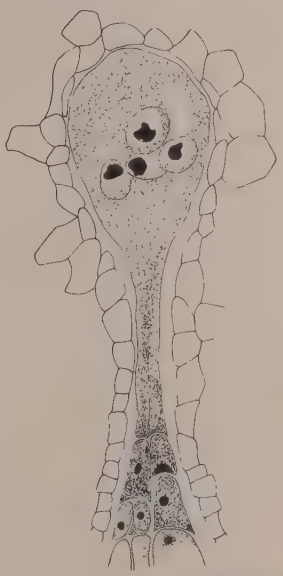

Fig. 9. V. fruticans. Mikropylarhaustorium und eindringende Nährgewebszellen.

Verwandtschaftsgruppe Glandulosa.

Die Gruppe Glandulosa umfaßt einige seltene, auf Afrika beschränkte Formen, von denen leider keine zugänglich war.

Ebenso konnte keine Art aus der

Verwandtschaftsgruppe Diffusa

untersucht werden.

Überblicken wir an Hand der bisher behandelten Arten die Haustorialverhältnisse in der Sektion Veronicastrum, so läßt

sich sagen, daß die mit Hals- und Kopfteil versehenen Mikropylarhaustorien, die immer längsgeteilt sind und zunächst vier Kerne besitzen, der Sektion allgemein zukommen; im einzelnen sind sie allerdings ziemlich variabel.

Bemerkenswerte Besonderheiten zeigt das Chalazalhaustorium, das bei V. daisenensis vierzellig und vierkernig, bei V. alpina zweizellig und zweikernig und bei den übrigen untersuchten Arten (V. gentianoides und V. fruticulosa bzw. fruticans) ungeteilt-zweikernig ist. Den Übergang vermittelt V. Gouani, wo längsgeteilte neben ungeteilten Chalazalhaustorien vorkommen.

2. Sektion Pseudolysimachia Koch.

Untersuchungen der Haustorialverhältnisse innerhalb der Sektion Pseudolysimachia stellte zuerst Gscheidle an. Er studierte V. longifolia L. und V. spicata L. und fand, daß sich beide Arten zwar in der Ausbildung des Chalazalhaustoriums ganz gleich verhalten, daß aber in bezug auf das Mikropylarhaustorium bemerkenswerte Unterschiede auftreten. Es ergab sich daher für mich die Aufgabe, zunächst festzustellen, welchem von diesen beiden Typen sich die übrigen Arten der Sektion anschließen und weiterhin, ob unter diesen solche vorhanden sind, die als Übergangsformen bezeichnet werden können.

Es war möglich, hier besonders zahlreiche und wohl bestimmte Arten zu verwenden, da gleichzeitig die Sektion Pseudolysimachia im hiesigen Institut von anderer Seite (Härle, 1932) eine eingehende Bearbeitung auf experimenteller Grundlage fand.

Folgende Formen kamen zur Untersuchung:

1. V. longifolia L.;
2. V. spuria L.; mit weißen Blüten, Nr. 4 nach Härle;

3a. V. foliosa W. u. K.; mit blauen Blüten, Nr. 47 nach Härle;
3b. „ „ „ „ „ „ „ „ Nr. U. 5 nach Härle;

4. V. Bachofeni Heuffel;
5. V. incana L.;

6a. V. spicata L.; Nr. 47 nach Härle;
6b. „ „ „ Nr. 23 nach Härle;
6c. „ „ „ Nr. S. 1 nach Härle;
6d. „ „ „ Bot. Garten Tübingen (= V. crassifolia Wierzb.);

7. V. orchidea Crantz; Nr. 3001 nach Härle.

(Die Nummern beziehen sich auf die Arbeit von Härle, aus der alle weiteren Einzelheiten, besonders was die habituellen Unterschiede anbelangt, zu ersehen sind.)

Die Form des Embryosacks zeigt mit einer noch zu erwähnenden Ausnahme keine größere Besonderheit. Dagegen ist für das Verhalten der Polkerne erwähnenswert, daß sie sich ähnlich wie bei V. daisenensis zum Teil sofort vereinigen, in anderen Fällen aber bis zur Befruchtung getrennt bleiben. Die ersten Teilungen im Embryosack schließen sich durchaus an die bei Besprechung der Sektion Veronicastrum mitgeteilten Verhältnisse an (Fig. 10).

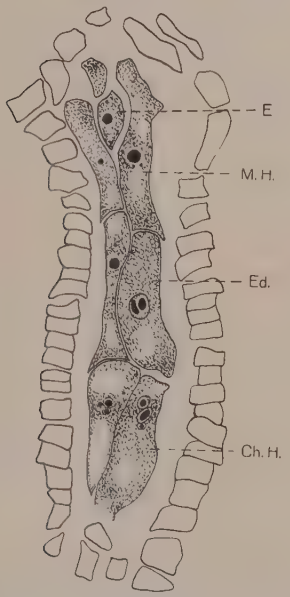

Fig. 10. V. spicata (Nr. 47 nach Härle) *Ed.* Endosperm mit Haustorien (*Ch.H.* Chalazalhaustorium, *M.H.* Mikropylarhaustorium); *E* Eizelle.

Was die Ausbildung des Chalazalhaustoriums anbelangt, so ist die große Ähnlichkeit bei

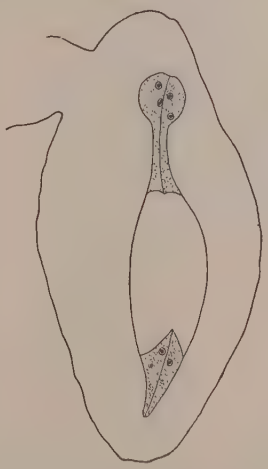

Fig. 11. V. grandis. Endosperm, Übersicht. Oben Mikropylarhaustorium, unten Chalazalhaustorium.

allen untersuchten Formen besonders bemerkenswert. Es ist überall durch zwei senkrecht aufeinander stehende Wände längsgeteilt — somit also vierzellig — und enthält immer vier Kerne (Fig. 11). Im einzelnen sind aber kleine Abwandlungen der äußeren Form innerhalb der sonst konstanten Verhältnisse vorhanden. So fiel z. B. bei V. foliosa Nr. 47 und U. 5 auf, daß das Chalazalhaustorium ungewöhnlich lang und schmal ist, während es bei V. spuria Nr. 4 umgekehrt etwas kürzer als üblich erscheint.

Die von Gscheidle mitgeteilte Beobachtung, daß die ursprünglichen Haustorialkerne sich später zu teilen beginnen, konnte allerdings

in keinem Fall beobachtet werden. Es ist aber an der Richtigkeit der Angabe nicht zu zweifeln, da sie durch eine gute Abbildung gestützt wird. Offenbar handelt es sich hier um eine Ausnahmeerscheinung. Dagegen konnte festgestellt werden, daß Endospermzellen ins Haustorium hineinwachsen, wodurch ebenfalls eine Erhöhung der Kernzahl eintreten kann.

Das Mikropylarhaustorium ist in seiner typischen Ausbildung längs geteilt und enthält vier Kerne. Es sitzt am Speichergewebe mit einem ziemlich schmalen Halsteil an, der sich nach oben hin etwas kopfig erweitert (Fig. 11), ohne etwa besondere Aussackungen erkennen zu lassen (vgl. dagegen V. crassifolia). Die Längswand wird verhältnismäßig bald undeutlich und verschwindet dann nahezu ganz. Andererseits beobachtet man manchmal im oberen Teil das Auftreten einer Querwand (vgl. V. daisenensis), die aber bei den einzelnen Arten nicht regelmäßig zu finden ist. In diesem Fall würde also jedem Kern eine besondere Zelle entsprechen.

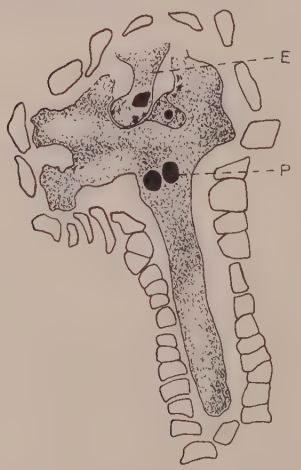

Fig. 12. V. crassifolia. Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne.

Diese typische Gestalt des Mikropylarhaustoriums wurde mit einer Ausnahme bei allen untersuchten Arten einschließlich der drei spicata-Formen Nr. 47, 23 und S. 1 gefunden. Dagegen konnte einwandfrei festgestellt werden, daß die von Gscheidle geschilderte abweichende Ausbildung mit allen Einzelheiten für V. spicata Botanischer Garten Tübingen zutrifft, welche von diesem Autor auch untersucht worden war. Bei dieser Art zerfällt schon der Embryosack ganz deutlich in zwei Teile (Fig. 12): einen schmalen und langgestreckten unteren Teil, der sich etwa mit dem Beginn des oberen Drittels ganz unvermittelt zu einem breiten und zerlappten Kopfteil erweitert. Letzterer ist oft über den rechten Winkel hinaus nach unten abgebogen.

Diese Tendenz wird während der ganzen Entwicklung beibehalten und erfährt insofern noch eine Verstärkung, als die einzelnen Lappen durch Querwände abgetrennt werden. Auf diese Weise entsteht das von Gscheidle gezeichnete Bild des Mikropylarhaustoriums (vgl. seine Fig. 9). Die von ihm mitgeteilte Erhöhung der Kernzahl über vier

hinaus, die übrigens bei allen untersuchten Formen beobachtet wurde, möchte ich nicht weiteren Kernteilungen zuschreiben, wie er es tut, sondern auf eingewanderte Speichergewebszellen zurückführen, wie es oben bereits beschrieben wurde.

Es ist nun von besonderem Interesse, daß V. spicata Botanischer Garten Tübingen sich bei näherer Betrachtung als die von Römpp in die Gesamtart spicata hereingestellte V. crassifolia Wierzb. darstellt, so daß diese Form in ihrem Mikropylarhaustorium sich von spicata unterscheiden würde. Es wäre wünschenswert, auch anderes crassifolia-Material, möglichst von den natürlichen Standorten im Banat, zur Untersuchung der Haustorialverhältnisse heranzuziehen.

Andeutungen einer Zerspaltung des Mikropylarhaustoriums finden sich übrigens bei V. longifolia. Auch hier würde ein weiteres Verfolgen der Angelegenheit von Interesse sein.

3. Sektion Alsinebe Boissier.

Die überaus formenreiche Sektion Alsinebe, welche von Lehmann (1910, S. 577—602) in sieben natürliche Verwandtschaftsgruppen eingeteilt wurde, lieferte für die Untersuchung eine ganze Anzahl neuer Arten, so daß jetzt sämtliche Gruppen durch mindestens eine Art vertreten sind. Dadurch ist es möglich, die Haustorialverhältnisse der Sektion einigermaßen zu übersehen.

Verwandtschaftsgruppe Serpyllifolia.

Aus der Gruppe Serpyllifolia wurde V. serpyllifolia L. schon von Schleich (1842) und Schacht (1850) untersucht, von denen auch die Endospermhaustorien abgebildet wurden. Auch Gscheidle (S. 159) hat diese Art wieder studiert und die Haustorien abgebildet.

Das Chalazalhaustorium ist einzellig, zweikernig, reich mit Plasma gefüllt, ziemlich kurz und nahezu gerade.

Das Mikropylarhaustorium ist anfangs zweiteilig und zweikernig, später vierkernig; es bildet einen mehr oder minder langen Halsteil. Weitere Einzelheiten siehe bei Gscheidle.

Verwandtschaftsgruppe Acinifolia.

Als Vertreter der Gruppe Acinifolia wurde V. syriaca Roem. und Schult. von Gscheidle sehr eingehend untersucht. Sie weicht im Prinzip nicht erheblich von den vorhergehenden Arten ab; das Chalazalhaustorium ist vielleicht etwas stärker umgebogen.

Verwandtschaftsgruppe Pellidosperma.

Für die Gruppe Pellidosperma liegen verschiedene Untersuchungen vor. V. triphyllos L. wurde von Tulasne (1849), Hofmeister (1859), Bachmann (1881) und Meunier (1897) behandelt. Diese Art wird im Anschluß an die eben genannten Autoren auch von Gscheidle besprochen. Ähnliche Verhältnisse wurden bei der von mir behandelten

Veronica praecox Allioni

gefunden, deren Material aus dem Botanischen Garten Tübingen stammte. Hier liegt eine Abbildung von Tulasne (1849, Taf. 3, Fig. 36) für ein mittleres Stadium vor, welches die nahen Beziehungen zu V. triphyllos wohl erkennen läßt; eine nähere Besprechung erschien aber erwünscht.

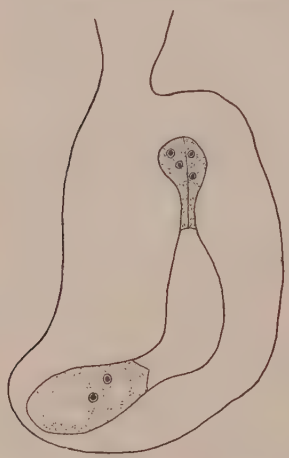

Fig. 13. V. praecox. Endosperm, Übersicht. Unten Chalazalhaustorium, oben Mikropylarhaustorium.

Kurz nach der Befruchtung wächst hier das durch die erste Querwand abgetrennte Chalazalhaustorium sehr rasch mit seinem unteren Teil in das umliegende Gewebe hinein, wobei dessen Zellen sowie die drei Antipoden der Auflösung anheim fallen. Es dringt bis zur Epidermis der Samenanlage vor und biegt dann in der Richtung gegen die Raphe um, wo es den Leitstrang erreicht (Fig. 13). Niemals tritt eine Wandbildung ein; dagegen beobachtet man schon sehr früh eine einmalige Kernteilung. Es ist im extremsten Fall rechtwinkelig abgebogen und enthält in seinem Plasma ganz ansehnliche Vakuolen, so daß es viel weniger gefärbt ist als z. B. bei V. fruticans. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß es mehr als dort in die Breite wächst und sackförmige Gestalt annimmt, ohne daß eine Vermehrung des Plasmas eintritt. Durch eine geringe Einschnürung in seinem Anfangsabschnitt ist der Übergang zum Endosperm erkennbar, aus dem die angrenzenden Zellen ins Haustorium hineinwachsen.

Das Mikropylarhaustorium ist von birnförmiger Gestalt, besitzt vier Kerne und eine Längswand. Diese verschwindet verhältnismäßig früh.

Verwandtschaftsgruppe Mikrosperma.

Aus der Gruppe Mikrosperma wurden bisher untersucht: V. arvensis L. von Bachmann (1880, S. 150), Meunier (1897, S. 325) und Gscheidle (1924, S. 162); von letzterem auch V. peregrina L.

Für V. arvensis liegt die eingehendste Darstellung von Meunier vor. Er schreibt (S. 325): «L'endosperme naissant reste en contact avec ses deux annexes. L'annexe chalazienne est d'abord très large relativement et à protoplasme vacuoleux. L'annexe micropylaire est étroite, allongée et à protoplasme dense.»

Die beigegebene schematische Abbildung nach Meunier (Tafel II, Fig. 48) illustriert das Gesagte; sie zeigt zugleich die nahen Beziehungen zu den vorher behandelten Gruppen Pellidosperma und Acinifolia (Fig. 14).

Für V. peregrina L. liegen Abbildungen nur von den ersten Entwicklungsstadien bei Gscheidle (S. 160) vor. Im übrigen wird diese Art eng an V. fruticulosa bzw. serpyllifolia angeschlossen. Eigene Untersuchungen von V. peregrina oder von anderen Angehörigen der Gruppe wurden nicht ausgeführt.

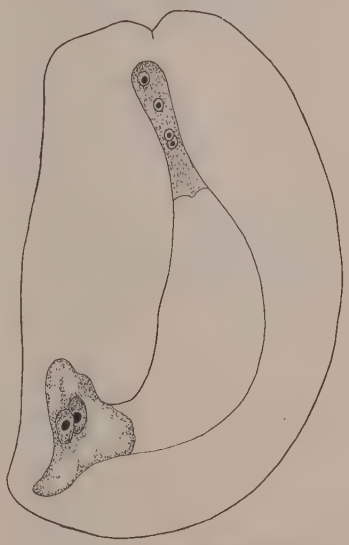

Fig. 14. V. arvensis. Endosperm, Übersicht. (Nach Meunier.)

Verwandtschaftsgruppe Biloba.

Für die Gruppe Biloba waren bisher Untersuchungen noch nicht vorhanden. Es konnten zwei Arten studiert werden: V. campylopoda Boiss. und V. cardiocarpa Walp. Das Samenmaterial dieser Arten ist dem Botanischen Garten durch die Freundlichkeit des Herrn Vvedensky aus Taschkent zugegangen.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse bei

Veronica campylopoda Boiss.

In der Gestalt des Embryosacks ist ein deutlicher Gegensatz vorhanden zwischen der kopfartigen Erweiterung und dem langgestreckten unteren Teil. Die beiden Polkerne liegen vor der Befruchtung in unmittelbarer Nähe des Eiapparates dicht benachbart, ohne daß zunächst eine Vereinigung zum sekundären Embryosackkern stattfände.

Die ersten Teilungsvorgänge im Embryosack konnten gut verfolgt werden. Sie stehen im Einklang mit dem für die ganze Gattung gültigen Schema.

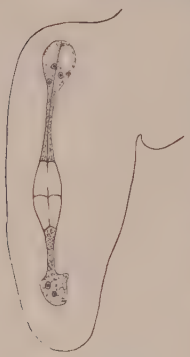

Fig. 15. V. campylopoda. Endosperm, Übersicht. Jüngeres Stadium. Oben Mikropylarhaustorium, unten Chalazalhaustorium.

Das Chalazalhaustorium zeigt prinzipiell niemals eine Wandbildung, enthält aber immer zwei Kerne (Fig. 15). Der Anfangsteil des Haustoriums wächst hier außerordentlich rasch in die Länge, wobei er ungewöhnlich schmal wird und von dem unteren, zunächst birnförmigen Teil scharf abgesetzt ist. Dadurch kommt eine Form zustande, die mit der beim Mikropylarhaustorium üblichen eine gewisse Ähnlichkeit besitzt.

Es dauert aber nicht lange, so beginnen die umgebenden Integumentzellen gegen die Mitte hin sich auszudehnen, so daß der Halsteil dadurch gleichsam zerdrückt wird (Fig. 16). Er stellt dann nur noch einen mit einzelnen Plasmafetzen erfüllten engen Kanal dar, in den der ebenfalls zusammengedrückte untere Teil des Speichergewebes spitz hereinragt (Fig. 17).

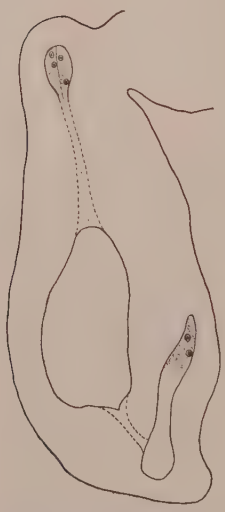

Fig. 16. V. campylopoda. Endosperm, Übersicht. Älteres Stadium.

Die untere Erweiterung hat unterdessen eine längliche, sackförmige Gestalt angenommen. Da sich dieser Teil gegen den Kanal hin geschlossen hat, steht er mit dem Speichergewebe nicht mehr in direktem Zusammenhang. Offenbar ist aber trotzdem noch ein reger Stofftransport vorhanden, denn das abgetrennte Haustorium dringt in der Richtung zum Funikulus tief in das Leitgewebe ein und wird schließlich zu einem langen Schlauch, der beinahe die halbe Samenanlage durchzieht. Da der Plasmagehalt sich nicht vermehrt, so ist das Haustorium, besonders im fortgeschrittenen Zustand, sehr inhaltsarm. Die Kerne nehmen eine ganz ansehnliche Größe an; es handelt sich auch hier um eine von den Autoren öfters beschriebene Erscheinung, die, wie bereits erwähnt, als Hypertrophie bezeichnet wird. Meist befinden sie sich zusammen mit dem Plasma im vorderen, an das Leitgewebe ansetzenden Teil des Haustoriums.

Das Mikropylarhaustorium, welches längs geteilt ist, enthält stets vier Kerne, die häufig undeutlich werden und zum Teil degenerieren (Fig. 15). Charakteristisch ist der auffallend geringe Plasmagehalt. Der Halsteil streckt sich außerordentlich rasch in die Länge, was die Auflösung der Außenwand zur Folge hat. Das gesamte Plasma sammelt sich dann in der vorderen Erweiterung an, wodurch hier eine gewisse Anreicherung desselben verursacht wird (Fig. 16).

Dieser Vorgang, der ja beim Chalazalhaustorium in ähnlicher Weise zu beobachten ist, führt auch hier zu einer vollständigen Loslösung und Absonderung des Kopfteiles. In älteren Stadien beginnt dieser sich zu strecken, indem er im Leitgewebe in der Richtung zur Chalaza dem anderen Haustorium entgegenwächst.

Die weiterhin untersuchte Art

Veronica cardiocarpa Walp.

ist bekanntlich durch die paarweise verwachsenen Kelchblätter von den übrigen Vertretern der Gruppe unterschieden.

In der Haustorialbildung schließt sie sich V. campylopoda an, zeigt aber doch gewisse Differenzen. Schon die vordere Erweiterung des Embryosacks ist nicht so scharf vom unteren Teil abgesetzt wie bei V. campylopoda. Das Verhalten der beiden Polkerne sowie das Auftreten der ersten Zellwände bietet gegenüber V. campylopoda nichts Neues.

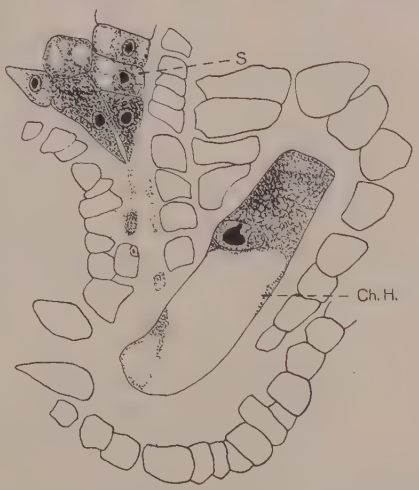

Fig. 17. V. campylopoda. *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *S* Speichergewebszellen.

Das Chalazalhaustorium, welches auch hier niemals eine Wandbildung zeigt, dagegen immer zwei Kerne enthält, nimmt eine mehr oder weniger rundliche Gestalt an, wobei die umgebenden Zellen zerdrückt und aufgelöst werden. Gegen das auf der Raphenseite verlaufende Leitgewebe ist es nur wenig abgebogen. Sein etwas engerer Anfangsteil bleibt mit dem Speichergewebe verbunden. Da der ursprüngliche Plasmagehalt beim Weiterwachsen nicht vermehrt wird, so wird das Chalazalhaustorium mit der fortschreitenden Entwicklung immer inhaltsärmer. Man sieht, wie das Plasma das Haustorium bandartig

quer durchzieht, um so die Verbindung zwischen dem Endosperm und dem Leitgewebe herzustellen.

Auf späteren Stadien macht sich ein weiteres Ausdehnungsbestreben des Chalazalhaustoriums geltend, das vorwiegend nach unten gerichtet ist (Fig. 18). Die Samenanlage springt hier, und zwar auf der Raphenseite, in einem Höcker, dessen Inneres vom Haustorium bis zur Epidermis vollständig ausgefüllt ist, ziemlich stark vor. Außerdem dringt es da, wo die Tapetenschicht aufhört, ein Stück weit im Leitgewebe nach oben dem Funikulus zu. Dadurch geht die ursprünglich rundliche Form des Chalazalhaustoriums allmählich in eine länglich-elliptische über. Inzwischen hat sich sein Anfangsteil ziemlich stark zusammen gezogen, so daß es nur mehr durch eine enge Pforte mit dem Speichergewebe in Verbindung steht.

Fig. 18. V. cardiocarpa. Endosperm, Übersicht. Älteres Stadium.

Das vierkernige Mikropylarhaustorium ist immer ziemlich plasmareich, so daß die Längswand verhältnismäßig lange sichtbar bleibt (Fig. 18). Ähnlich wie bei V. fruticans kommt es auch hier häufig zu einem Zerfall der Kerne in einzelne Bruchstücke.

Das anderwärts häufige Hereinwachsen von Speichergewebszellen in die Haustorien findet bei diesen beiden Arten nur in sehr geringem Maße statt, so daß das Endosperm mit ziemlich scharfer Grenze abgesetzt ist.

Zweifellos steht V. cardiocarpa innerhalb der Gruppe V. campylopoda auch morphologisch nicht am nächsten, sondern vielmehr V. biloba L. selbst. Diese konnte noch nicht untersucht werden. Es wäre sehr interessant, festzustellen, ob auch im Haustorialverhalten nähere Beziehungen von V. cardiocarpa zu V. biloba bestehen.

Verwandtschaftsgruppe Agrestis.

Angehörige der Verwandtschaftsgruppe Agrestis wurden schon verschiedentlich untersucht, so V. Tournefortii C. (Buxbaumii, persica) von Hofmeister (1859), Meunier (1897) und Gscheidle (1924); V. agrestis von Meunier (1897); V. polita Fries von Bachmann (1882) und Gscheidle (1924); V. filiformis Smith von Gscheidle (1924).

Auf die ausgezeichnete Darstellung der Endospermhaustorien durch Hofmeister ist schon Gscheidle (S. 163) näher eingegangen. Bach-

manns Übersichtsbild für V. polita (Taf. IV, Abb. 72) geben wir hier, ergänzt durch Gscheidles Angaben, wieder (Fig. 19).

Meunier bringt ein ganz entsprechendes Bild von einem etwas jüngeren Stadium für V. agrestis (Taf. I, Fig. 28).

Sämtliche aus dieser Gruppe untersuchten Arten stimmen in den Haustorialbildungen weitgehend überein. Hervorgehoben soll noch werden:

Das Chalazalhaustorium ist einzellig mit zwei Kernen, nach der Seite gebogen und stumpf. Besonders auffallend ist die Halsbildung beim Übergang ins Endosperm (vgl. dazu die entsprechenden Verhältnisse bei V. campylopoda).

Das Mikropylarhaustorium zeigt ebenfalls einen Halsteil, der hier ungewöhnlich lang ist und später zerdrückt bzw. aufgelöst wird (Gscheidle S. 164, Fig. 33; Meunier Taf. II, Fig. 35; vgl. damit die Abbildung für V. campylopoda Fig. 16).

V. campylopoda scheint also der Gruppe Agrestis näher zu stehen als cardiocarpa.

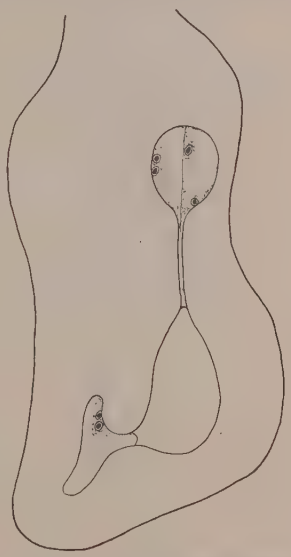

Fig. 19. V. polita. Endosperm, Übersicht. (Nach Bachmann und Gscheidle).

Verwandtschaftsgruppe Diplophyllum.

Die Stellung der Gruppe Diplophyllum, wie sie von Lehmann (1910, S. 594) auf die beiden Arten V. crista-galli Stev. und V. simensis Fresenius beschränkt wurde, ist, wie derselbe Autor zeigte, in manchen Charakteren eine zwischen der vorher behandelten Gruppe Agrestis und der nun folgenden Gruppe Megasperma intermediäre. Vor allem V. crista-galli steht in der Größe und geringen Zahl der Samen der Gruppe Megasperma nahe. Auch das häufige Abortieren eines Kapselfaches, sowohl bei V. simensis als bei V. crista-galli, erinnert an die letztgenannte Gruppe. Da nun diese, wie wir sehen werden, in mancher Beziehung in der Endospermbildung und Haustorialentwicklung von den übrigen Gruppen, vor allem auch der Gruppe Agrestis, stark abweicht, so mußte es von besonderem Interesse sein, eine der Angehörigen der Gruppe Diplophyllum in den Kreis einer Untersuchung einzubeziehen. Da

Veronica crista-galli Stev.

im Botanischen Garten Tübingen kultiviert wurde, so war es möglich, diese Form zu studieren.

Schon die Beschaffenheit des Embryosackes ließ eine nicht mit der Gruppe Megasperma übereinstimmende Form erkennen, zeigte vielmehr die in der Gattung Veronica typische Gestalt. Die beiden Polkerne liegen nahe beieinander und wandern kurz vor der Befruchtung gemeinsam in

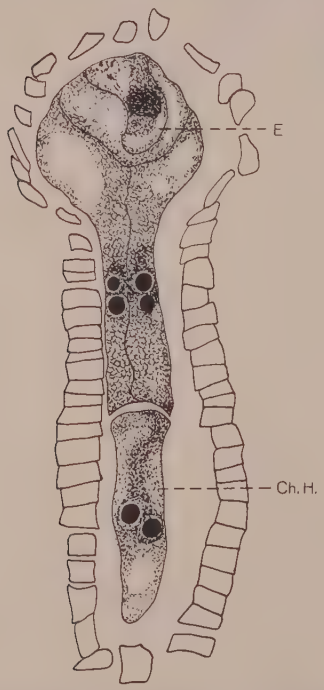

Fig. 20. V. crista-galli. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch. H.* Ursprungszelle des Chalazalhaustoriums, *E* Eizelle.

Fig. 21. V. crista-galli. Endosperm, Übersicht.

den vorderen Teil des Embryosacks, wo sie sich in unmittelbarer Nähe der Eizelle aufhalten.

Von großem Interesse war mit Hinblick auf eventuelle Beziehungen zur Gruppe Megasperma die Teilungsfolge des Embryosacks. Die erste Wand, die etwas unterhalb der Mitte des Embryosacks angelegt wird, ist, wie allgemein in der Gattung Veronica, eine Querwand (Fig. 20). Die zweite Wand schließt sich in ihrer Bildung ebenfalls den Verhältnissen in der übrigen Gattung, insonderheit in der

Gruppe Agrestis, an und nicht den später zu betrachtenden Verhältnissen bei Megasperma. Die zweite Wand ist nämlich auch hier eine Längswand.

Das Chalazalhaustorium bleibt immer ungeteilt, enthält aber ebenfalls zwei Kerne (Fig. 21). Der plasmatische Inhalt des Haustoriums wird sehr rasch aufgebraucht, so daß schließlich nur noch am Übergang zum Speichergewebe Plasma anzutreffen ist. Ein Umbiegen in der Richtung zur Raphe findet hier nicht statt. Man beobachtet vielmehr, wie das zunächst sackförmige Chalazalhaustorium sich nur nach unten hin ausdehnt, wobei die umgebenden Integumentzellen zur Auflösung gelangen. Dieser Prozeß geht so weit, bis die Epidermis erreicht ist. Dann stellt es einen länglichen, blasenförmigen Hohlraum dar, der nahezu völlig inhaltsleer ist.

Das Mikropylarhaustorium, auf dessen Entstehung schon hingewiesen wurde, besitzt eine ausgesprochene Keulenform und ist im allgemeinen nur mäßig mit Plasma angefüllt. Eine deutliche Halsbildung ist vorhanden, die indessen nicht die Länge der Agrestis-Formen erreicht und auch dauernd bestehen bleibt (Fig. 21). Die Längswand wird bald undeutlich und verschwindet schließlich ganz. Besonders bemerkenswert ist noch, daß der in jeder Längshälfte vorhandene Kern keine weitere Teilung mehr durchmacht, so daß das Mikropylarhaustorium von V. crista-galli im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten der Gattung Veronica immer nur zwei Kerne enthält.

Im allgemeinen steht also V. crista-galli, trotz der oben erwähnten Beziehung zu Megasperma, in der Haustorialbildung der Gruppe Agrestis sehr viel näher.

Verwandtschaftsgruppe Megasperma.

Aus der Gruppe Megasperma war V. hederifolia L. auf die Verhältnisse im Embryosack schon von folgenden Autoren sehr eingehend untersucht worden: Tulasne (1849), Hofmeister (1858), Bachmann (1882), Buscalioni (1895), Meunier (1897) und Schmid (1906).

Die Untersuchungen hatten gezeigt, daß hier bemerkenswerte Abweichungen von den übrigen Verwandtschaftsgruppen vorliegen.

Dies spricht sich schon in der eigenartigen Gestalt des Embryosacks aus, die wohl auch für die Bildung der Haustorien von großem Einfluß sein dürfte. Übereinstimmend stellen die genannten Autoren fest: Es fehlt der Kopfteil, der bei anderen Arten in mehr oder weniger

ausgeprägter Form immer vorhanden ist (vgl. Fig. 22 von der nahe verwandten V. cymbalaria). Infolgedessen fällt hier die größte Breite etwa in die Mitte des Embryosacks. Beim unteren Teil vermißt man andererseits die sonst übliche Verengung, so daß eine Unterscheidung der beiden Teile überhaupt nicht möglich ist.

Was die Polkerne anbetrifft, so liegen sie im fertigen Embryosack nahe beieinander.

Von ganz besonderer Bedeutung, im Vergleich mit den Verhältnissen bei allen anderen untersuchten Veronica-Gruppen, ist die Teilungsfolge des Embryosacks nach der Befruchtung. Wie in allen anderen Fällen ist zwar die erste Teilung des Embryosacks auch hier eine Querteilung; die zweite Zellwand aber, die gebildet wird, ist, wie schon Hofmeister zeigte, wiederum eine Querwand und nicht, wie später für alle übrigen untersuchten Verwandtschaftskreise festgestellt wurde, eine Längswand. Hofmeister (1858, S. 131) sagt: „Gleichzeitig entsteht dicht über der Einmündung dieser Ausstülpung eine große, die Mittelregion des Sackes voll ausfüllende Zelle, die Anfangszelle des Endosperms."

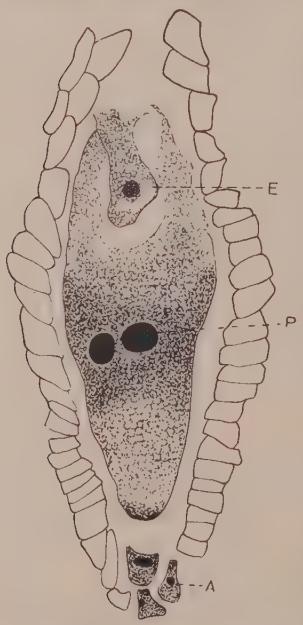

Fig. 22. V. cymbalaria. Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

Auch Buscalioni und Schmid stellen diese „Endospermmutterzelle", abgegrenzt durch die erste und zweite Querwand im Embryosack, fest. Buscalioni gibt eine gute Abbildung für dieses Entwicklungsstadium (Taf. I, Fig. 32).

Abweichend ist indessen die Darstellung Meuniers (1897, S. 306), welcher auch hier das Auftreten der zweiten Wand als Längswand beschreibt und abbildet (Taf. I, Fig. 21). Daß diese Angabe unzutreffend sein dürfte, wird besonders noch im Anschluß an meine eigenen Untersuchungen dieser Verhältnisse bei anderen Arten der Gruppe Megasperma deutlich werden.

Über die den übrigen Veronicae gegenüber abweichende Bildung der Endospermhaustorien finden sich keine Differenzen in den Untersuchungsergebnissen der vorher genannten Autoren.

Das Chalazalhaustorium entsteht aus der unteren der drei aus dem Embryosack hervorgegangenen Zellen. Der Kern des Chalazalhaustoriums teilt sich alsbald nach der Anlage der Haustorialzelle; eine Zellteilung indessen erfolgt nicht. Der Plasmagehalt beschränkt sich bald auf die unmittelbare Umgebung der beiden Kerne. Direkt unter der auf der Raphenseite gelegenen Tapetenschicht beginnt dann das Chalazalhaustorium nach vorne im Integumentgewebe vorzustoßen. Da die Samenanlagen eine runde Form haben, so erfolgt dieses Vordringen gegen das Leitgewebe nicht, wie sonst, parallel zum Endosperm, sondern unter einem Winkel von etwa 45°. Durch diesen Vorgang gelangt das Chalazalhaustorium mit seinem vorderen Ende bis etwa in die Mitte der Samenanlage. Nach hinten verbreitert es sich immer mehr und besitzt seine größte Breite da, wo es am Speichergewebe ansitzt.

Das Mikropylarhaustorium geht aus der oberen der drei Zellen hervor, in welcher rasch nacheinander eine zweifache Kernteilung stattfindet, jedoch ohne Wandbildung. So entsteht also ein vierkerniges, ungeteiltes Mikropylarhaustorium, dessen gut färbbares Plasma mit großen Vakuolen erfüllt ist. Weiterhin bleibt das Mikropylarhaustorium eine Zeitlang unverändert, nur die Kerne nehmen immer mehr an Größe zu. Später stößt es in der Richtung zur Mikropyle vor und legt sich unter Verbreiterung dem Funikulus an.

Es war nun von besonderem Interesse, zu erfahren, ob die anderen Arten der Gruppe Megasperma: **V. cymbalaria Bodard, V. panormitana Tineo und V. sibthorpioides Debeaux** (vgl. Lehmann 1930), ein gleich abweichendes Verhalten wie V. hederifolia aufweisen. Das erforderliche Material stand im Botanischen Garten Tübingen zur Verfügung. V. sibthorpioides geht auf von Murbeck in Marokko gesammelte Pflanzen zurück.

Über die Frage, wie die Zellwandfolge im Embryosack kurz nach der Befruchtung bei diesen Arten sich verhält, liegen bisher noch keine Feststellungen vor. Gscheidles Untersuchungen an V. cymbalaria (1924, S. 165) hatten hier noch nicht zum Ziel geführt. Es wurde deshalb versucht, diese Frage für alle drei oben genannten Arten zu beantworten. Eine Klärung war hier deswegen besonders schwierig, weil die jungen rundlichen Fruchtknoten beim Schneiden nicht orientiert werden können, so daß sehr viele Schnittserien notwendig waren. Schließlich aber konnte in jedem Falle einwandfrei die Entstehung einer Endospermmutterzelle durch Bildung zweier aufeinander folgender Querwände im Embryosack festgestellt werden. Fig. 23 stellt eine diesbezügliche Abbildung für V. cymbalaria dar.

Für die späteren Entwicklungsstadien ließ sich, wie es Gscheidle für V. cymbalaria schon kurz ausführte, ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung mit den Angaben für V. hederifolia feststellen. Ich möchte, da mir diese Geschlossenheit der Gruppe Megasperma auch bei der Endospermhaustorienbildung von Wichtigkeit zu sein scheint, hier einige Bilder aus dem Entwicklungsgang der verschiedenen Arten folgen lassen und einige geringfügige Besonderheiten sowie noch nicht gemachte Beobachtungen anfügen. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß ja V. sibthorpioides in mancher Beziehung von den übrigen Arten in der morphologischen Erscheinung abweicht, so daß gerade ihre Untersuchung hier notwendig war.

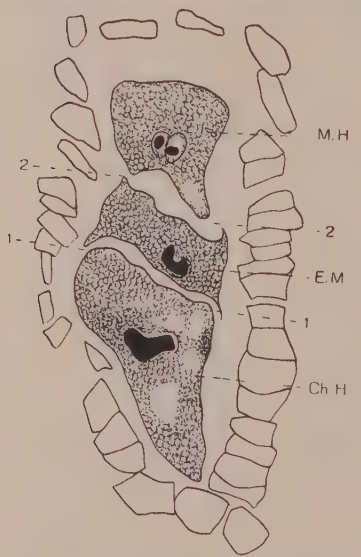

Fig. 23. V. cymbalaria. *1 . . . 1* erste, *2 . . . 2* zweite Wand im Embryosack. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *E.M.* Endospermmutterzelle, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

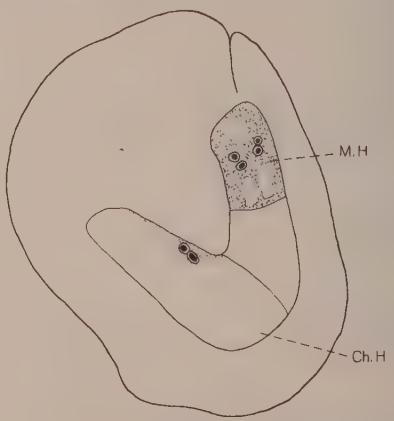

Fig. 24. V. cymbalaria. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

Fig. 22 zeigt zunächst einen Embryosack von V. cymbalaria. Die weitgehende Übereinstimmung mit der Abbildung eines Embryosacks von V. hederifolia bei Buscalioni (Taf. I, Fig. 30) ist ohne weiteres zu erkennen.

Wie das Chalazalhaustorium auch hier seitlich hervortritt, ist aus der Fig. 24 zu ersehen. Dabei scheint dieses Vorwachsen des Chalazalhaustoriums bei V. panormitana etwas früher vor sich zu gehen, als bei den anderen Arten.

Fig. 25 stellt dann das Mikropylarhaustorium von V. sibthorpioides dar. Das Bild zeigt zugleich das Verhalten der befruchteten Eizelle. Diese streckt sich alsbald zu einem langen, schlauchförmigen Gebilde. Ob zu dieser Zeit vorübergehend eine Längswand des Mikropylarhaustoriums gebildet wird, die dann in der Mitte auseinanderweicht, so daß die Eizelle zwischen den Längswänden heruntergleiten kann, oder ob sie sich durch das ungeteilte Haustorium hindurchbewegt, ist schwer zu sagen. Sicher ist, daß sich das Haustorium direkt hinter der Eizelle zu einem einheitlichen Ganzen wieder zusammenschließt.

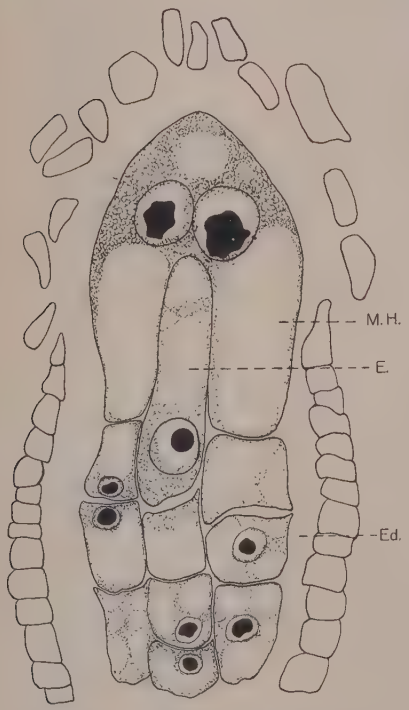

Fig. 25. V. sibthorpioides. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *E* Eizelle, *Ed* Endospermzellen.

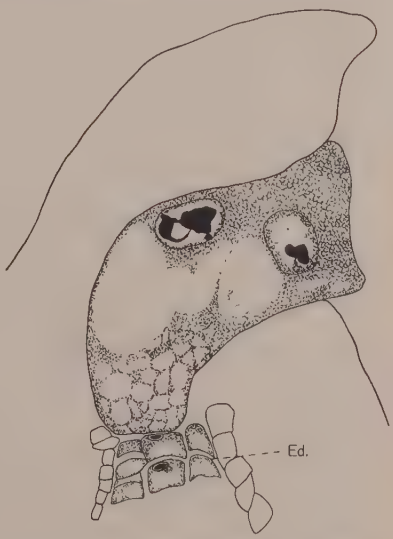

Fig. 26. V. sibthorpioides. Älteres Mikropylarhaustorium. *Ed* Endospermzellen.

Bei der späteren Entwicklung gelangt auch hier, wie bei V. hederifolia, das Mikropylarhaustorium an die Außenseite der Samenanlage (Fig. 26). Auf älteren Stadien sieht man, wie es sich nach vorne in der Richtung zur Mikropyle verlängert, deren Zellen bis zur Epidermis aufgelöst werden. Das Mikropylarhaustorium legt sich dann zum Teil dem Funikulus an. Inzwischen ist in den Kernen eine weitere Veränderung vor sich gegangen. Nachdem die Nukleolen allmählich ein

zerlapptes Aussehen angenommen haben, zerfallen sie schließlich unter Fragmentation in einzelne Kernkörperchen. Bei den Kernen des Chalazalhaustoriums wurde eine ähnliche Erscheinung nicht beobachtet.

Es ist also festzustellen, daß die Gruppe Megasperma in ihrer Entwicklungsgeschichte durchaus eigene Wege geht. Weder in der Sektion Alsinebe noch in der Gesamtgattung Veronica sind nach unseren bisherigen Kenntnissen Anhaltspunkte vorhanden, welche einen Anschluß der Gruppe ermöglichen ließen. Sie nimmt in dieser Hinsicht bis jetzt eine vollständig isolierte Stellung ein.

4. Sektion Chamaedrys Griseb.

Die zahlreichen von Gscheidle untersuchten Arten der Sektion Chamaedrys zeigten im allgemeinen weitgehende Übereinstimmung, vor allem im Bau des Chalazalhaustoriums. Nur V. officinalis L. nahm eine bemerkenswerte Sonderstellung ein. Aus dieser Tatsache ergab sich die Aufgabe, durch Bearbeitung von Angehörigen anderer Gruppen dieser Sektion zu prüfen, ob den Charakteren von V. officinalis eine weitergehende Verbreitung zukommt.

Verwandtschaftsgruppe Pentasepala.

Die erste Untersuchung der Gruppe Pentasepala stellte Gscheidle bei V. Teucrium L., V. prostrata L. und V. austriaca L. an. Die drei Arten erwiesen sich als sehr einheitlich, was in Anbetracht ihrer engen verwandtschaftlichen Beziehungen anzunehmen war.

Das Chalazalhaustorium bildet in dieser Gruppe das besondere Charakteristikum. Es stellt einen langen, inhaltsarmen Schlauch dar, an dem in der Nähe des Übergangs zum Endosperm unterhalb der Tapetenschicht ein seitliches Haustorium entwickelt wird, welches in einer anderen Ebene liegt als das Haupthaustorium und deshalb oftmals nicht gut zu erkennen ist.

Das Mikropylarhaustorium bildet nur ein kleines Köpfchen mit kurzem Hals; es ist plasmareich und enthält vier Kerne.

Bei der Beschreibung des Mikropylarhaustoriums spricht Gscheidle (S. 155 unten) von den ursprünglichen vier Zellen dieses Haustoriums. Da nur eine Längswand angelegt wird, so kann es sich hier, wie bei allen anderen Veronica-Arten auch, nur um zwei Haustorialzellen handeln, deren Kerne sich zwar noch einmal teilen, ohne daß aber eine weitere Zellwand gebildet wird. Offenbar hat Gscheidle die Zahl der Kerne im Auge gehabt und sie auf die Zellen übertragen.

Auf die von Gscheidle S. 154—155 ausführlich dargestellten Verhältnisse soll nicht näher eingegangen werden.

Verwandtschaftsgruppe Orientalis.

Aus Römpps Gruppe Orientalis war bisher noch kein Vertreter untersucht worden. Es war mir möglich, **V. armena Boiss.** aus dem Botanischen Garten Tübingen und **V. cuneifolia D. Don.** aus dem Botanischen Garten München zu bearbeiten. Beide Arten können gemeinsam besprochen werden, da sie weitgehend übereinstimmen.

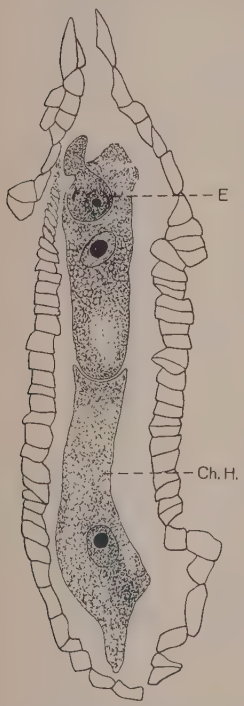

Fig. 27. V. armena. Erste Wand im befruchteten Embryosack. *E* Eizelle, *Ch. H.* Chalazalhaustorium.

Der Bau des fertigen Embryosacks, dessen Polkerne im oberen Teil nahe beieinander liegen, zeigt keine Besonderheiten. Nach der Befruchtung entsteht ziemlich genau in seiner Mitte die erste Querwand, welche hier auffallenderweise nach unten gekrümmt ist (Fig. 27).

Der untere Teil des Chalazalhaustoriums schwillt sehr rasch an und gelangt bald unter Auflösung der umgebenden Zellen ans untere Ende der Samenanlage, welche an dieser Stelle einen deutlich hervorspringenden Höcker bildet (Fig. 28). Im fertigen Zustand nimmt das Chalazalhaustorium oft die halbe Länge der Samenanlage ein. Es enthält dann nur noch wenig Plasma, in das die beiden Kerne eingebettet sind.

Fig. 28. V. cuneifolia. Endosperm. Übersicht. Älteres Stadium.

Wie bei den Pentasepalae entsteht auch hier am oberen Ende des Haustoriums eine kleine seitliche Ausstülpung (Fig. 29 *s*).

Im Vergleich mit dem Chalazalhaustorium bleibt das Mikropylarhaustorium verhältnismäßig klein (Fig. 28). Es ist infolgedessen mit Plasma immer dicht angefüllt und sitzt am Speichergewebe mit einem kurzen Hals an, der in ein kleines Köpfchen übergeht.

Schon sehr früh wird die Längswand undeutlich und fällt dann der Auflösung anheim. Die vier Kerne werden im Laufe der Entwicklung außerordentlich groß, wobei ihre Nukleolen eine unregelmäßig gelappte Form annehmen. Häufig kommt es zudem zu einer amitotischen Kernteilung, so daß auf älteren Stadien oft mehr als vier Kerne angetroffen werden.

Eine Erhöhung der Kernzahl kann auch dadurch eintreten, daß sich Zellen des Speichergewebes ins Mikropylarhaustorium hinein verlängern und dort ihre Wände auflösen. Die eingewanderten Kerne bleiben aber im unteren, ans Speichergewebe angrenzenden Teil des Haustoriums liegen, wodurch ihre Herkunft stets klar erwiesen ist. Eigenartig ist, daß meist auch die Kernwand verschwindet, und nur noch der Nukleolus sichtbar bleibt.

Fig. 29. V. cuneifolia. Chalazalhaustorium mit seitlicher Ausstülpung *s*.

Vergleichen wir nun das soeben Gesagte mit dem, was Gscheidle für die Pentasepalae festgestellt hat, so ergibt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen dieser Verwandtschaftsgruppe und der Gruppe Orientalis. Sie kommt besonders in dem seitlich ausgebauchten Chalazalhaustorium und dem kleinen, bald einzelligen Mikropylarhaustorium zum Ausdruck. Damit finden die Ergebnisse Römpps, der die zuletzt genannte Gruppe als einen orientalischen Ableger der Pentasepalae bezeichnet, eine interessante entwicklungsgeschichtliche Bestätigung.

Verwandtschaftsgruppe Officinalis.

Wie oben schon erwähnt wurde, hat Gscheidle für V. officinalis L. abweichende Haustorialverhältnisse festgestellt. Da diese bei der weiteren Betrachtung öfters zum Vergleich herangezogen werden, so wurde das Übersichtsbild in etwas ergänzter Form übernommen (Fig. 30).

Das zweikernige Chalazalhaustorium ist hier kurz und zugespitzt und reich mit Plasma angefüllt. Eine seitliche Ausbuchtung kommt nie vor.

Das Mikropylarhaustorium ist von hammerförmiger Gestalt, plasmareich und stets vierkernig; es weicht also, wenn auch in geringerem Maße als das Chalazalhaustorium, ebenfalls von den Verhältnissen in den Gruppen Pentasepala und Orientalis ab.

Verwandtschaftsgruppe Euphrasiaefolia.

Die Gruppe Euphrasiaefolia umfaßt zwei nur unvollständig bekannte Arten, deren Beschaffung nicht ohne weiteres möglich sein dürfte.

Dagegen stand mir der wichtigste Vertreter der nächsten nach ihm genannten Verwandtschaftsgruppe zur Verfügung:

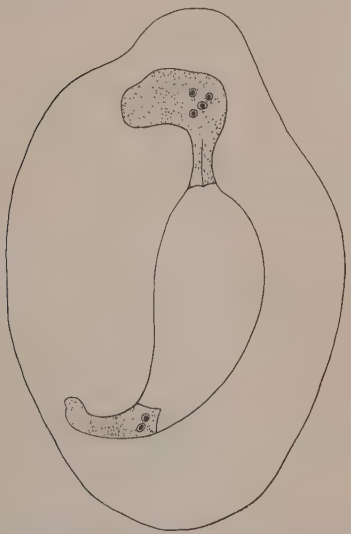

Fig. 30. V. officinalis. Endosperm, Übersicht. (Nach Gscheidle, etwas abgeändert.)

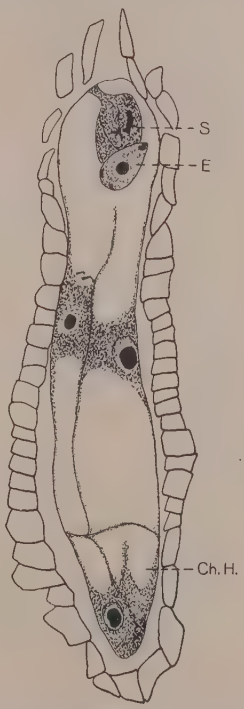

Fig. 31. V. aphylla. Erste und zweite Wand im Embryosack. *S* Synergide, *E* Eizelle, *Ch. H.* Chalazalhaustorium.

Veronica aphylla L.

Das untersuchte Material stammte aus dem Alpengarten Schachen und dessen Umgebung, wo die jüngeren Pflanzen (Ende Juli) noch nicht verblüht waren.

Wie bei V. alpina fallen auch hier die beiden Polkerne durch ihre Größe auf.

In der üblichen Weise folgt auf die erste Querwand, welche das Chalazalhaustorium abtrennt, eine Längswand (Fig. 31). Sobald der Haustorialkern sich geteilt hat, verlängert sich die Längswand bis ans untere Ende des Embryosacks. Wenn dann das Haustorium anfängt, sich in der Richtung zum Leitstrang zu entwickeln, werden die drei Antipoden, die eine Zeitlang recht gut sichtbar sind, auf die Seite gedrängt und zerdrückt. Die stark färbbaren Überreste bleiben ziemlich lange erhalten.

Fig. 32. V. aphylla. Endosperm, Übersicht.

Fig. 33. V. chamaedrys. Endosperm, Übersicht. (Nach Schmid, etwas ergänzt).

Im fertigen Zustand sitzt das Chalazalhaustorium unter einem rechten Winkel dem Speichergewebe an (Fig. 32). Abgesehen von der Längsteilung ist die Übereinstimmung mit dem Officinalis-Typ unverkennbar.

Dies ist in noch ausgeprägterem Maße der Fall beim Mikropylarhaustorium, das anfangs auch längsgeteilt ist und vier Kerne enthält. Wenn die befruchtete Eizelle im Endosperm angekommen ist, wird die Längswand aufgelöst. Dann treibt der vordere, köpfchenförmige Teil des Haustoriums dem Funikulus zu seitliche Ausbuchtungen, welche im Leitgewebe endigen (Fig. 32).

Beide Haustorien besitzen einen stark färbbaren Plasmainhalt.

Verwandtschaftsgruppe Multiflora.

Aus der Gruppe Multiflora wurden V. chamaedrys L. und V. peduncularis M. Bieb. durch Schmid und Gscheidle embryologisch untersucht. Die erste dieser beiden Arten, V. chamaedrys, wurde von beiden Autoren ausführlich behandelt (vgl. das hier beigegebene Übersichtsbild von Schmid [Fig. 33]). Beide Formen erwiesen sich in ihren Haustorialbildungen als durchaus identisch. Beim Chalazalhaustorium findet man die seitliche Ausbuchtung wieder, die für die Gruppen Pentasepala und Orientalis typisch zu sein scheint. Auch die Form des Mikropylarhaustoriums bietet gegenüber diesen beiden Gruppen nichts Besonderes.

Es war nun von großem Interesse, das Verhalten von **Veronica latifolia L. (= urticaefolia Jacquin)** kennenzulernen, einer Spezies, die auf Grund der äußeren Merkmale eine Mittelstellung einnimmt zwischen den übrigen Multiflorae und der Verwandtschaftsgruppe Scutellata.

Das untersuchte Material wurde in den Wäldern unterhalb des Schachengartens eingesammelt und fixiert.

Bei der Untersuchung ergab sich das folgende: Schon ehe der Pollenschlauch die Befruchtung vollzogen hat, tritt eine erhebliche Streckung des Embryosacks ein (Fig. 34). Dies ist besonders unterhalb der vorderen kopfförmigen Erweiterung der Fall. Aus diesem Grunde ist hier der Halsteil des Embryosacks so lang und schmal, wie er bei den anderen Arten erst nach der Befruchtung zu sein pflegt. Auch am unteren Ende ist eine solche Ausdehnung wahrzunehmen, so daß die Antipoden schon frühzeitig nicht mehr sichtbar sind. Wenn dann nach der Befruchtung die ersten Teilungen eingetreten sind, setzt sich die Streckung des Embryosacks in erhöhtem Maße fort.

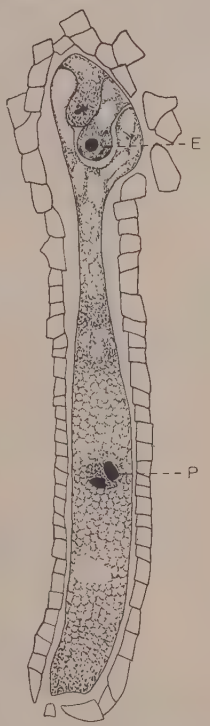

Fig. 34. V. latifolia. Embryosack vor der Befruchtung. *E* Eizelle, *P* Polkerne.

Im Chalazalhaustorium tritt der Kern, wie üblich, sehr bald in Teilung ein. Ob dieser Kernteilung auch eine Zellwandbildung folgt, scheint nicht ganz einheitlich zu sein. Es kommen längsgeteilte, zweizellige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vor (vgl. dazu V. Ponae). Sie sind plasmareich, ihrer Form nach keilförmig und später am unteren

Ende etwas umgebogen (Fig. 35). Ein seitlicher Auswuchs wie bei V. chamaedrys und V. peduncularis kommt nie vor, auch erreicht das Haustorium die dort festgestellte Größe bei weitem nicht.

An der oben geschilderten Streckung, die im Embryosack einsetzt, ist das Mikropylarhaustorium besonders stark beteiligt. Der Kopfteil desselben dehnt sich allseitig im Integumentgewebe aus und nimmt schließlich eine ausgesprochene Kugelform an (Fig. 35). Zwischen diesen Teil und das Speichergewebe schiebt sich ein langer, schmaler Hals ein, der scharf abgesetzt und durch seinen geraden Verlauf besonders charakterisiert ist. Sein Inhalt wird nicht zerdrückt und aufgelöst, wie etwa bei V. campylopoda oder Tournefortii, sondern bleibt so lange erhalten, als das Haustorium im Dienste der Ernährung steht. Die Längswand ist nur ganz kurze Zeit sichtbar.

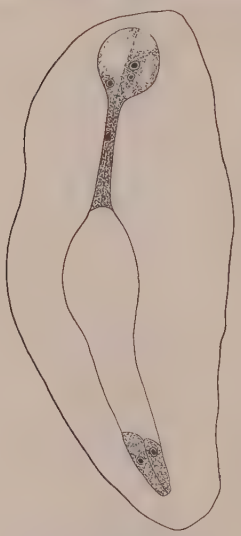

Fig. 35. V. latifolia. Endosperm, Übersicht.

Im Kopfteil entstehen mit der fortschreitenden Entwicklung kleinere und größere Safträume, so daß nur noch am äußeren Rand und in der Umgebung der vier Kerne dichteres Plasma anzutreffen ist. Von einem gewissen Stadium der Entwicklung an baucht sich dieser Teil dem Funikulus zu aus und treibt einige Fortsätze, so daß auch hier schließlich eine hammerförmige Gestalt zustande kommt.

Wie sich nachher herausstellen wird, lassen sich die soeben geschilderten Haustorialverhältnisse am ehesten mit denjenigen von V. scutellata vergleichen, der sich V. latifolia auch in der Gestalt der Kapseln am meisten nähert. Daß diese Spezies trotzdem in die Verwandtschaftsgruppe Multiflora aufgenommen wurde, hat seinen Grund darin, daß sie sich in ihrem Gesamthabitus enger an V. chamaedrys und peduncularis anschließt. Bei der Endospermentwicklung sind aber, wie sich aus dem Gesagten ergibt, weitgehende Unterschiede vorhanden.

Verwandtschaftsgruppe Calycina.

Aus dem rein australischen Formenkreis der Gruppe Calycina kam kein Vertreter zur Untersuchung.

Verwandtschaftsgruppe Scutellata.

Veronica scutellata L. wurde an Material untersucht, welches aus dem Butzensee bei Bodelshausen (Oberamt Tübingen) stammte.

Der befruchtungsfähige Embryosack dieser Art zerfällt in zwei deutlich voneinander geschiedene Teile. Die obere Hälfte wird von dem großen, runden Kopfteil eingenommen, in dem der Eiapparat untergebracht ist. Nach unten hin wird dieser Teil ziemlich schmal; hier liegen die beiden Polkerne nahe beieinander.

Nach der Befruchtung entsteht etwa in der Mitte der unteren Hälfte des Embryosacks die erste Querwand, welche ein ziemlich kurzes, mit Plasma angefülltes Chalazalhaustorium abtrennt (Fig. 36). Der einmaligen Kernteilung folgt hier keine weitere Wandbildung. Eine Zeitlang verändert es seine Form nur wenig; während es unten stumpf endet, geht es auf der anderen Seite mit breiter Wölbung ins Speichergewebe über. Von einem bestimmten Zeitpunkt an beginnt es sich zu strecken und nimmt dann unter Umbiegung zur Raphenseite mehr und mehr die für V. latifolia typische Gestalt an. Sehr schön war hier das Vorwachsen von Speichergewebszellen und die allmähliche Verdrängung des Chalazalhaustoriums zu beobachten (Fig. 37).

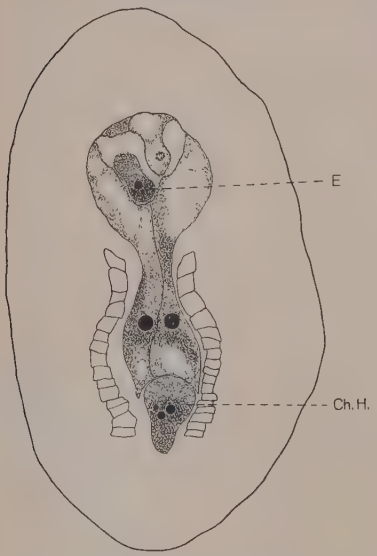

Fig. 36. V. scutellata. Erste und zweite Wand im befruchteten Embryosack. *Ch. H.* Chalazalhaustorium, *E* Eizelle.

Fig. 37. V. scutellata. Chalazalhaustorium und eindringende Speichergewebszellen.

Das Nährgewebe mit dem Mikropylarhaustorium entsteht nach dem üblichen Schema. Da der fertige Embryosack außerordentlich kurz bleibt, so ist hier die Längsstreckung vom Eintreten der Befruchtung abhängig gemacht. Nach vollendeter Befruchtung setzt die

Streckung aber sehr kräftig ein und hat schließlich die Ausbildung eines fast ebenso langen Halsteils zur Folge, wie er bei V. latifolia festgestellt wurde. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Formen immer deutlicher. Die vier Kerne vergrößern sich nur mäßig, so daß im allgemeinen eine Fragmentation nicht eintritt. Später kommt es zu einer Ausbauchung und Erweiterung auf der Seite des Funikulus.

Ein Rückblick auf die Untersuchungsergebnisse in der Sektion Chamaedrys läßt uns das folgende erkennen:

Die Gruppen Pentasepala und Orientalis erscheinen nach den Haustorialbildungen sehr einheitlich; eng schließen sich an diese beiden Gruppen von den Multiflorae die beiden Arten V. chamaedrys und V. peduncularis an. Alle haben ein ungeteiltes, sackförmiges und inhaltsarmes Chalazalhaustorium, das stets mit einer seitlichen Ausbuchtung versehen ist.

Ganz anders ist das Chalazalhaustorium bei den übrigen, zur Sektion gehörigen und bis jetzt untersuchten Arten. Immer ist bei diesen ein kurzes, inhaltsreiches, nicht mit einer seitlichen Ausbuchtung versehenes Chalazalhaustorium vorhanden. Bemerkenswerterweise ist dies auch bei einer Art der Gruppe Multiflora, nämlich V. latifolia (= urticaefolia) gefunden worden, deren Sonderstellung in dieser Gruppe durch dieses abweichende Haustorialverhalten noch unterstrichen wird. Bei V. officinalis wurde gleiches Verhalten von Gscheidle, bei V. aphylla und V. scutellata von mir festgestellt.

Trotz der Übereinstimmungen im Gesamtbau des Chalazalhaustoriums bei diesen verschiedenen Arten sind folgende Differenzen im einzelnen beobachtet worden:

Das Chalazalhaustorium ist stets einzellig: V. officinalis und scutellata;
das Chalazalhaustorium ist stets zweizellig: V. aphylla;
das Chalazalhaustorium ist teils ein-, teils zweizellig: V. latifolia.

Ehe aber die endgültige systematische Auswertung dieser Ergebnisse möglich ist, und die nötigen Schlußfolgerungen gezogen werden können, müssen noch die fehlenden Zwischenglieder aus dem hier vorliegenden Verwandtschaftskreise zur Untersuchung gelangen.

5. Sektion Labiatoides Wettst.

Die Sektion Labiatoides umfaßt nur vier Arten, die auf Australien beschränkt sind. Da sie auf Grund von verschiedenen morphologischen Eigentümlichkeiten eine Mittelstellung zwischen den Pentasepalae und

der nun folgenden Sektion Beccabunga einnehmen, so wäre ein Einblick in ihre embryologischen Verhältnisse besonders wertvoll. Leider war mir das erforderliche Material nicht zugänglich.

6. Sektion Beccabunga Bentham.

Aus der Sektion Beccabunga untersuchte Gscheidle V. beccabunga L. Er konnte ein langes, schmales, einzelliges Chalazalhaustorium als besonders charakteristisch feststellen. Das Mikropylarhaustorium besitzt zunächst ein etwa birnförmiges Köpfchen auf kurzem Hals; später baucht es sich dem Funikulus zu aus.

Eigene Untersuchungen liegen für **V. Anagallis L.** und **V. aquatica Bernh.** aus dem Botanischen Garten Tübingen vor. Es stellte sich heraus, daß diese Arten unter sich, wie gegenüber V. beccabunga, keine Unterschiede aufwiesen.

Beim Chalazalhaustorium tritt die starke Wölbung der abschließenden Querwand in noch höherem Maße auf als bei V. scutellata (Fig. 38), so daß sich das Haustorium, besonders im jugendlichen Zustand, fast bis zur Mitte des Speichergewebes hinein erstreckt. Das untere Ende setzt sich mit wenig verbreitertem Fuß ans Leitgewebe an. Es besitzt immer zwei Kerne und dichten Plasmagehalt.

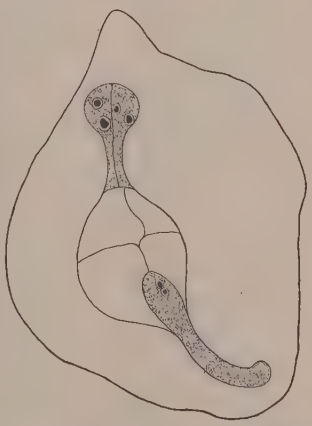

Fig. 38. V. Anagallis. Endosperm, Übersicht. Junges Stadium.

Ähnlich ist es beim Mikropylarhaustorium. Dieses erreicht zwar in mittleren Stadien nicht die Länge, wie sie bei V. scutellata gefunden wurde, zeigt aber in der übrigen Entwicklung und Ausgestaltung keine Besonderheiten, die erwähnenswert wären.

Die Sektion Beccabunga erweist sich also in allen untersuchten Gliedern durchaus übereinstimmend und einheitlich. Anklänge an V. scutellata lassen sich ohne weiteres feststellen, und es dürfte die Ansicht, daß V. scutellata in morphologischer Beziehung den Übergang vermittelt zwischen den sonst so verschiedenartigen Sektionen Chamaedrys und Beccabunga, durch die Haustorialbildung bestätigt werden.

7. Sektion Leptandra Bentham.

Aus der Sektion Leptandra wurde V. virginica L. von Gscheidle untersucht. Er fand ein viergeteiltes, keilförmiges, plasmareiches Chalazalhaustorium und ein verhältnismäßig kurzes, längsgeteiltes Mikropylarhaustorium, das manchmal quergeteilt ist.

Dieses Ergebnis konnte ergänzt werden durch die Untersuchung von

Veronica tubiflora Fisch.,

deren Material dem Botanischen Garten München entnommen wurde.

Die erhaltenen Resultate stimmen, wie aus der beigefügten Abbildung hervorgeht, mit denjenigen von V. virginica durchaus überein (Fig. 39).

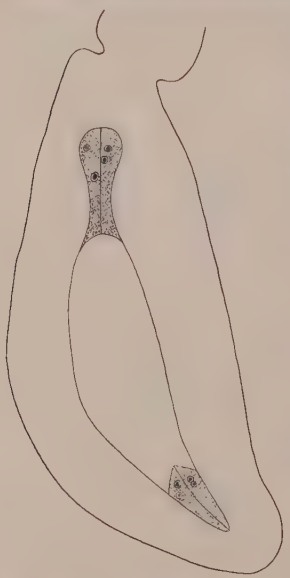

Fig. 39. V. tubiflora. Endosperm, Übersicht.

Etwas näher eingegangen sei noch auf folgende, von Gscheidle auf S. 151 gemachte Bemerkung: „Ob im späteren Verlauf der Samenentwicklung weitere Zellen sich dem Mikropylarhaustorium zugesellen, bzw. ob auf diese oder auf andere mögliche Weisen eine Vermehrung der Kernzahlen des Haustoriums über vier hinaus erfolgt, konnte nicht festgestellt werden."

Es wurde bei V. tubiflora, wie auch anderwärts (vgl. z. B. Sektion Pseudolysimachia), beobachtet, daß die an das Haustorium angrenzenden Speichergewebszellen später in lebhafte Teilungen einzutreten beginnen, sich zugleich verlängern und so in das Haustorium eindringen. Dieser häufig zu beobachtende Vorgang hat dann eine Vermehrung der Kernzahlen des Haustoriums über vier hinaus zur Folge.

Römpp hat die Sektion Leptandra mit Rücksicht auf abweichende morphologische Verhältnisse von der Gattung Veronica abgetrennt. Er fügt aber hinzu (S. 9), „daß mit dieser Abtrennung die Verwandtschaftsbeziehungen zu Veronica, speziell vielleicht zu Pseudolysimachia, natürlich nicht geleugnet werden". Gerade die Haustorialverhältnisse legen solche Beziehungen besonders nahe.

8. Sektion Hebe Bentham.

Die Sektion Hebe steht ebenfalls nur in losem Zusammenhang mit der Gattung Veronica im engeren Sinne. Sie umfaßt vorwiegend Holzpflanzen, die in Australien und Neuseeland heimisch sind.

Schon Gscheidle hat die beiden Arten V. Andersonii Lindl. Paxt. und V. diosmifolia R. Cunn. sehr eingehend auf ihre Haustorialbildung untersucht und beschrieben.

Als erste bemerkenswerte Tatsache wurde von ihm festgestellt, daß die Polkerne sich alsbald nach ihrer Bildung vereinigen.

Besonders charakteristisch ist ferner das ungeteilte, zweikernige, inhaltsarme Chalazalhaustorium, das einen gleichförmigen, einheitlichen Sack darstellt. Das Mikropylarhaustorium bildet ein auf langem, stielartigem, von Tapetenzellen umscheideten Halse sitzendes Köpfchen, das vier Kerne enthält.

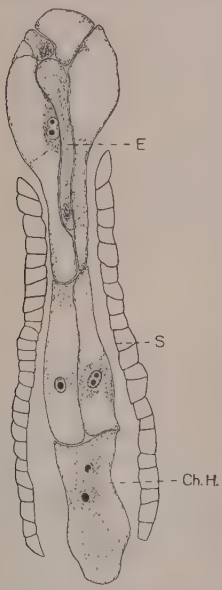

Fig. 40. V. salicifolia. Erste Teilungen im Endosperm. *E* Eizelle inmitten des Mikropylarhaustoriums, *S* Speichergewebe, *Ch.H.* Chalazalhaustorium.

Als weitere Vertreter der Sektion Hebe konnten von mir studiert werden: **V. salicifolia Forst., V. Traversii Hook., V. hybrida** und **V. speciosa R. Cunn.** — die beiden letzten Arten aus dem Botanischen Garten München stammend — und zwar mit demselben Resultat, wie es Gscheidle für die von ihm bearbeiteten Arten geschildert hat. Besonders erwähnt sei, daß auch hier die Polkerne sofort nach ihrer Bildung verschmelzen.

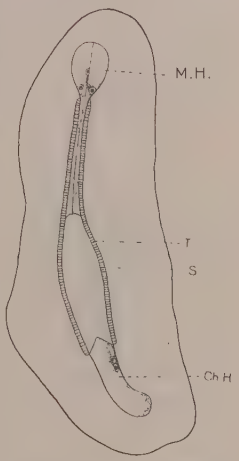

Fig. 41. V. salicifolia. Samenanlage mit Endosperm, Übersicht. *T* Tapetenschicht. *M.H.* Mikropylarhaustorium, *Ch.H.* Chalazalhaustorium, *S* Speichergewebe.

Da in der Beschreibung von Gscheidle alles Wesentliche enthalten ist, möchte ich mich auf einige ergänzende zeichnerische Belege beschränken (Fig. 40 und 41).

Gesondert muß aber auf die von mir weiterhin untersuchte

Veronica catarractae Forst.

aus dem Botanischen Garten Tübingen eingegangen werden.

Eine Beziehung zur Sektion Hebe zeigt die Art wohl vor allem durch die sofortige Verschmelzung der beiden Polkerne. Im übrigen aber ergeben sich mancherlei Differenzen.

Schon der befruchtungsfähige Embryosack dieser Art weist die bemerkenswerte Besonderheit auf, daß sein antipodales Ende eine Ausdehnungstendenz erkennen läßt, die sich in einer Verbreiterung manifestiert.

Die erste Querwand entsteht etwa in der Mitte des Embryosacks (Fig. 42). Sie ist konvex nach unten gewölbt, was vermutlich mit dem hier vor sich gehenden intensiven Wachstum in Zusammenhang zu bringen ist (vgl. V. armena).

Fig. 42. V. catarractae. Erste Wand im Embryosack nach der Befruchtung. *E* Eizelle.

Schon nach den ersten Teilungsschritten erreicht das Chalazalhaustorium mit seinem unteren Ende die Epidermis der Samenanlage und veranlaßt hier die Bildung eines deutlich vorspringenden Höckers. Es besitzt zunächst die Form eines langen Schlauches, der sich nach unten blasenförmig erweitert und häufig fast die halbe Länge der Samenanlage einnimmt. Im oberen Teil liegen, in dichtes Plasma eingebettet, die beiden Kerne.

Später kommt es zu einigen nachträglichen Veränderungen, die mehr oder weniger stark ausgeprägt sein können. So wurde z. B. beobachtet, daß sich am Übergang zum Speichergewebe eine kleine, sackartige Ausbuchtung bildet, in die sich dann das Protoplasma mit den Kernen zurückzieht. In manchen Fällen geht die schon in jüngeren Stadien sichtbare Verengung des oberen Teiles so weit, daß hier ein ganz schmaler, von Tapetenzellen umgebener Verbindungskanal entsteht, der von der unteren kugelförmigen Erweiterung scharf abgesetzt ist. Diese Bildungen erinnern quasi als Rudiment an die Verhältnisse bei den Gruppen Orientalis bzw. Pentasepala der Sektion Chamaedrys.

Beim Mikropylarhaustorium scheint die anfängliche Streckung nicht ganz einheitlich zu sein. Meist bleibt sie deutlich hinter derjenigen des Chalazalhaustoriums zurück. Es kommt jedoch vor, daß sie, wenigstens anfangs, durchaus mit dieser Schritt hält (vgl. Fig. 42). Niemals erreicht aber das Mikropylarhaustorium die Länge, welche bei

den übrigen, bisher untersuchten Arten der Sektion Hebe gefunden wurde. Außerdem ist der zwischen dem birnförmigen Köpfchen und dem Speichergewebe gelegene Verbindungsteil nicht, wie dort, von einer Tapetenschicht, sondern von gewöhnlichen Integumentzellen umgeben. Die anfangs vorhandene Längswand bleibt nur kurze Zeit sichtbar. Dagegen nehmen die vier Kerne immer mehr an Größe zu. Ihre Zahl kann sich später erhöhen, sei es durch eingewanderte Speichergewebszellen, deren Wände aufgelöst werden, oder durch Zerfall der ursprünglichen Kerne.

Die Stellung von V. catarractae dürfte in Anbetracht der mitgeteilten Tatsachen innerhalb der Sektion Hebe zweifellos eine gesonderte sein. Die Art zeigt Anklänge nach verschiedenen Richtungen, besonders aber an die Sektion Chamaedrys.

Auch hier wären zur weiteren Klärung Untersuchungen anderer Arten sehr erwünscht und vielversprechend.

Allgemeiner Teil.

Die im vorhergehenden besprochenen Einzeluntersuchungen haben zunächst bestätigt, daß den Vorgängen im befruchteten Embryosack, wie den Haustorialverhältnissen, eine erhebliche Bedeutung bei der systematischen Gliederung der Gattung Veronica zukommt.

Außer den festgestellten Zusammenhängen zwischen den Haustorialbildungen verschiedener Einzelgruppen ließen sich noch andere bemerkenswerte Beziehungen herausarbeiten, welche den Einblick in die verwandtschaftlichen Zusammenhänge in der Gattung nicht unerheblich vertiefen.

Wir beginnen unseren zusammenfassenden Rückblick mit der Betrachtung des Verhaltens der Polkerne. Schon Schmid (S. 273/74) hatte darauf hingewiesen, daß der Gattung Veronica unter den Scrophulariaceen insofern eine Sonderstellung zukommt, als die beiden Polkerne nach ihrer Bildung im Embryosack, wohl bis kurz vor der Befruchtung, getrennt liegen bleiben; bei den meisten übrigen Gattungen dagegen tritt nach Schmid alsbald die Verschmelzung beider Kerne ein. Für die Gattung Melampyrum wurde teils der eine, teils der andere Modus beschrieben.

Gscheidle hatte dann betont, daß auch in der Gattung Veronica das Verhalten der Polkerne kein einheitliches sei. Er hat insbesondere hervorgehoben, daß bei der Sektion Hebe ein sofortiges Verschmelzen beider Kerne zu beobachten ist. Wenn aber Gscheidle sagt (S. 166):

„Verschmelzung und Nichtverschmelzung wechseln scheinbar durchaus willkürlich innerhalb der Gattung Veronica", so trifft dies nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen nicht zu.

Unter Bestätigung von Gscheidles Angabe für die Sektion Hebe konnte nämlich gezeigt werden, daß andere Verwandtschaftskreise sich in der Regel durchaus an das von Schmid für die Gattung allgemein postulierte Verhalten anschließen. Anklänge an Hebe fanden sich aber insofern, als in den Sektionen Pseudolysimachia und Leptandra, wie auch bei V. daisenensis, zum Teil ein sofortiges Verschmelzen der Polkerne stattfindet, andererseits aber auch hier beide Kerne getrennt bleiben.

Wann die Vereinigung der beiden Polkerne stattfindet, konnte weder von Schmid und Gscheidle noch von mir festgestellt werden. Dagegen heißt es bei Meunier (S. 305): «Dès que le boyau pollinique est arrivé au contact des synergides et avant même qu'on puisse constater le déversement de l'élément mâle, il se produit un mouvement dans les deux noyaux qui doivent constituer le second noyau du sac embryonnaire... Ces noyaux descendent dans la partie rétrécie du sac... En descendant ils se fusionnent.»

Eingehend verfolgt wurde weiterhin der Vorgang der Eizellverlagerung, die nach der Befruchtung eintritt. Die Eizelle löst sich alsbald nach der Befruchtung von der Embryosackwand, an der sie im allgemeinen mit einem verschmälerten Füßchen festsitzt (vgl. z. B. Fig. 42), los und beginnt ins Endosperm herunterzuwandern (Fig. 7). Dabei kommt ihr die fast überall gebildete Längswand des Mikropylarhaustoriums zustatten, welche in der Mitte auseinanderweicht, so daß die befruchtete Eizelle zwischen den Längszellen unbehindert heruntergleiten kann (vgl. auch Fig. 40). In diesem Zeitpunkt besitzt sie eine mehr oder weniger ausgeprägte schlauchförmige Gestalt. Bei der Gruppe Megasperma sind diese Verhältnisse nicht so durchsichtig, da die Längswandbildung hier weniger klar ist. Beim Heruntergleiten der Eizelle zum Endosperm schließt sich nämlich das Mikropylarhaustorium direkt hinter der Eizelle wieder zusammen (vgl. Fig. 25).

Erst wenn das Schlauchende in der Mitte des Embryosacks angelangt ist, wo unterdessen das Endosperm sich herauszubilden begonnen hat, tritt in der Eizelle die erste Teilung auf. Die Vorgänge, welche dann zur Bildung des Embryos führen, standen hier nicht zur Diskussion.

Von besonderem Interesse aber ist nun zunächst die Teilungsfolge der Kerne bzw. Zellen, welche zur Bildung des Endosperms

mit seinen Anhangsorganen, den Haustorien, führt. Mit größter Regelmäßigkeit tritt, wie alle Autoren festgestellt haben, eine erste Querwand im Embryosack auf. Diese ist in der Regel etwas nach oben, in der Richtung zur Mikropyle, gewölbt (vgl. Fig. 20 und 36). Bemerkenswert ist aber, daß von dieser Regel bestimmte Ausnahmen beobachtet wurden. Schon aus Gscheidles Zeichnungen ist zu entnehmen, daß die Querwand bei V. Teucrium, V. prostrata und V. chamaedrys nach unten gekrümmt ist. Auffallenderweise wurde diese gleiche Krümmungsrichtung auch bei der der Gruppe Orientalis angehörenden V. armena gefunden (Fig. 27), so daß auf systematische Zusammenhänge geschlossen werden könnte. Wenn auch bei V. catarractae (Fig. 42) eine solche Krümmungsrichtung festgestellt wurde, so ist dies ja nicht die einzige Beziehung, welche zwischen dieser zur Sektion Hebe gehörigen Art und der Sektion Chamaedrys ermittelt werden konnte. Kurz erwähnt sei nur noch, daß die Abwärtskrümmung immer gemeinsam mit der starken Entwicklung des Chalazalhaustoriums auftritt. Wie weit hier Zusammenhänge bestehen, ist nicht ohne weiteres zu sagen.

Die zweite Wand erstreckt sich, wie wir schon in unserem einleitenden Schema sahen, im allgemeinen in der Längsrichtung des Embryosacks (vgl. Fig. 7, 20 und 36). Dieser Tatsache dürfte insofern eine gewisse Bedeutung beizumessen sein, als dadurch die spätere Ausgestaltung des Endosperms ganz wesentlich vorausbestimmt wird.

Bei der großen Regelmäßigkeit, mit der diese Längswand in der ganzen Gattung Veronica auftritt, fällt das übereinstimmend abweichende Verhalten in der Gruppe Megasperma besonders auf. Dort sahen wir ja als zweite Wand eine Querwand in der oberen der beiden ursprünglich gebildeten Zellen auftreten (Fig. 23). Durch diese Wandbildung scheint uns heute die Gruppe Megasperma am besten charakterisiert, da Megaspermie und Reduktion der einen Kapselhälfte auch bei der Gruppe Diplophyllum vorkommt, wo, wie bei V. crista-galli festgestellt wurde, die Wandbildung im Embryosack dem gewöhnlichen Schema der Gattung Veronica folgt.

Wenn nun im folgenden versucht wird, die Verbreitung der verschiedenen Haustorientypen in der Gattung Veronica im Zusammenhang zu betrachten, so sei zunächst darauf hingewiesen, daß die Form des Chalazalhaustoriums in den meisten Fällen stärker ausgeprägt und charakteristischer ist als diejenige des Mikropylarhaustoriums. Für die systematische Auswertung ist deshalb das Chalazalhaustorium in erster Linie heranzuziehen.

Das Chalazalhaustorium.

Die vorliegenden Untersuchungen haben ergeben, daß die von Gscheidle für die einzelnen Sektionen aufgestellten Typen zweifellos Gültigkeit haben und im allgemeinen beibehalten werden können. Durch Heranziehung weiterer Arten konnte diese Typenbildung noch stark unterstrichen werden.

Zudem haben sich weitere, überaus interessante Übergangsbildungen feststellen lassen, die gerade für die Klärung der verwandtschaftlichen Zusammenhänge wertvoll sind. Verfolgen wir diese Verhältnisse nunmehr innerhalb der Gattung.

Die Sektion Veronicastrum wird allgemein als ursprünglich aufgefaßt. Andererseits aber wird das viergeteilte Chalazalhaustorium, welches nach Schmid (S. 278) auch in der Familie der Scrophulariaceen verbreitet ist, ebenfalls als ursprünglich betrachtet, und die zwei- und einzelligen Chalazalhaustorien werden vom vierzelligen Typus hergeleitet. Nun ist bei der Mehrzahl der Angehörigen der Sektion Veronicastrum das Chalazalhaustorium ungeteilt; umso bemerkenswerter erscheint die Feststellung, daß auch in dieser Sektion eine Art (V. daisenensis) mit viergeteiltem Chalazalhaustorium aufgefunden wurde (Fig. 5), und daß ferner bei V. alpina (Fig. 8) ein zweigeteiltes, bei V. Gouani eine teils zwei-, teils einzellige Form festzustellen war. Die Grundgestalt war in allen Fällen übereinstimmend, nur nahm die jeweilige Länge mit der Verminderung der Teilung zu.

Bei den Sektionen Pseudolysimachia (Fig. 11) und Leptandra (Fig. 39) wurden viergeteilte, keilförmige und plasmareiche Chalazalhaustorien festgestellt, die über V. daisenensis vielleicht eine Verbindung zur Sektion Veronicastrum erkennen lassen.

Gemeinsam für die Sektion Alsinebe (z. B. Fig. 13, 14, 19, 21) ist das ungeteilte, zweikernige und inhaltsarme Chalazalhaustorium, dessen Form aber unter den einzelnen Verwandtschaftsgruppen, zum Teil sogar innerhalb derselben, ziemlich stark variieren kann. Erinnert sei an die verschiedene Ausgestaltung bei den nahestehenden Arten V. cardiocarpa (Fig. 18) und V. campylopoda (Fig. 16) der Gruppe Biloba. Um so auffallender ist wiederum die völlige Einheitlichkeit in der Gruppe Megasperma (Fig. 27).

In der Sektion Chamaedrys ergab die Untersuchung der Chalazalhaustorien in systematischer Hinsicht eine besonders weitgehende Klärung. Das von Gscheidle bei den Gruppen Pentasepala und Multiflora (V. chamaedrys [Fig. 33] und V. peduncularis) festgestellte lange, inhaltsarme Chalazalhaustorium, das stets einen kurzen, seitlichen Anhang besitzt, konnte auch für die Gruppe Orientalis (V. armena und V. cuneifolia)

nachgewiesen werden (Fig. 28 und 29). Hierdurch wurde die enge Zusammengehörigkeit dieser Formen, die ja auch morphologisch klar hervortritt, bestätigt.

Nachdem Gscheidle bei V. officinalis (Fig. 30) ein ganz anderes Chalazalhaustorium ohne solchen seitlichen Anhang festgestellt hatte, wurden nunmehr bei der unter den Multiflorae doch sehr gesondert stehenden V. latifolia (Fig. 35) entsprechende Verhältnisse beobachtet. Auch die eine Sonderstellung einnehmenden beiden Arten V. aphylla (Fig. 32) und V. scutellata (Fig. 37) zeigten keinen seitlichen Anhang.

Wie weit diese übereinstimmenden Haustorialverhältnisse systematisch auszuwerten sind, muß durch Untersuchung weiterer Formen noch näher geklärt werden.

Ähnlich wie bei Veronicastrum läßt sich auch für diese Sektion eine Entwicklungsreihe bei der Teilung des Chalazalhaustoriums aufstellen. Die Reduktion geht hier vom zweizelligen Chalazalhaustorium bei V. aphylla (Fig. 32) zum ungeteilten bei V. officinalis (Fig. 30) und V. scutellata (Fig. 37). Den Übergang vermittelt V. latifolia, wo zweiteilige Chalazalhaustorien neben ungeteilten vorkommen.

Die Sektion Beccabunga (vgl. Fig. 38) mit ihrem ungeteilten, pfriemförmigen, plasmareichen Chalazalhaustorium konnte in allen untersuchten Arten übereinstimmend gefunden werden; sie schließt sich in den Chalazalhaustorien wohl zweifellos an V. scutellata an.

Was dann noch die fernerstehende Sektion Hebe (Fig. 41) anbelangt, so kommt hier im allgemeinen ein sackartiges, ungeteiltes und inhaltsarmes Chalazalhaustorium vor, das immer zwei Kerne enthält. Deutlich verschieden davon in Form und Größe ist es bei V. catarractae.

Das Mikropylarhaustorium.

Wie schon gesagt wurde, erweist sich das Mikropylarhaustorium formkonstanter als das Chalazalhaustorium. Fast durchweg besteht es anfangs aus zwei Längszellen, deren Kerne sich noch einmal teilen, so daß also ein zweizelliges und vierkerniges Mikropylarhaustorium die Regel ist.

Folgende **Abweichungen** von diesem Grundbau erscheinen nun von besonderem Interesse:

Durch Bildung von Querwänden kann das ursprünglich zweizellige und vierkernige Mikropylarhaustorium vierzellig und vierkernig werden. Dies wurde bei den Sektionen Leptandra und Pseudolysimachia und auffallenderweise wiederum bei der japanischen Veronicastrum-Art V. daisenensis beobachtet.

Sehr auffallend ist ferner die Sonderstellung der V. crista-galli (Fig. 21) mit einem dauernd zweizelligen und zweikernigen Mikropylarhaustorium.

Endlich ist auch hier die Gruppe Megasperma (Fig. 24) wieder besonders charakterisiert durch das höchstens vorübergehend zweigeteilte, später dauernd einzellige, aber vierkernige Mikropylarhaustorium.

In der **Formgebung** des Mikropylarhaustoriums besteht ebenfalls eine gewisse Mannigfaltigkeit. Wir stellen die für die einzelnen Sektionen typischen Merkmale im folgenden kurz zusammen:

Sektion Veronicastrum (Fig. 8 und 9): Hals- und Kopfteil des Mikropylarhaustoriums sind deutlich geschieden, der Hals ist im allgemeinen nicht übermäßig lang; später baucht sich der Kopfteil dem Funikulus zu aus. V. daisenensis (Fig. 6) zeigt abweichende Verhältnisse, die an die Sektion Pseudolysimachia erinnern.

Sektion Pseudolysimachia (Fig. 11) und Leptandra (Fig. 39): Charakteristisch ist ein verhältnismäßig kleines, plasmareiches Mikropylarhaustorium, dessen Hals- und Kopfteil im allgemeinen nicht deutlich geschieden sind. Die Sonderstellung von V. crassifolia ist eingehend erörtert worden.

Alsinebe: In dieser Sektion treten verschiedene Typen auf. Wir heben hervor:

In der Mehrzahl der Fälle (Gruppen Serpyllifolia, Acinifolia, Pellidosperma [Fig. 13], Mikrosperma [Fig. 14] und Diplophyllum [Fig. 21]) ist ein deutlich getrennter Hals- und Kopfteil vorhanden ohne weitere Besonderheiten.

In der Gruppe Agrestis (Fig. 19) zeichnet sich das Mikropylarhaustorium durch eine lange Halsbildung aus; der Hals wird später zerdrückt und aufgelöst.

Aus der Gruppe Biloba schließt sich V. campylopoda (Fig. 15 und 16) in der Gestalt des Mikropylarhaustoriums eng an Agrestis an, während V. cardiocarpa (Fig. 18) mehr zur Gruppe Mikrosperma hinweist.

Die Gruppe Megasperma (Fig. 24 und 25) fällt auch hier durch ihr besonderes Verhalten auf: Das Mikropylarhaustorium ist gleichmäßig breit, eine Halsbildung fehlt vollständig.

In den Sektionen Chamaedrys (Fig. 30 und 32) und Beccabunga ist das Mikropylarhaustorium im allgemeinen von hammerförmiger Gestalt und ziemlich plasmareich.

Die Sektion Hebe (Fig. 41) ist charakterisiert durch ein ungewöhnlich langes und schmales Mikropylarhaustorium, dessen Hals zum Teil

von Tapetenzellen umgeben ist. Etwas kürzer und von gewöhnlichen Integumentzellen umgeben ist es bei V. catarractae.

Die mitgeteilten Untersuchungsergebnisse lassen erkennen, wie weitgehend die Haustorialbildungen in der Gattung Veronica zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen benützt werden können. Wie wir schon erwähnt haben, kommen dafür wegen ihrer typischen Form in erster Linie die Chalazalhaustorien in Betracht. Diese sind für die kleinen, scharf umschriebenen Sektionen Beccabunga, Pseudolysimachia und Leptandra sehr charakteristisch.

Nicht so ist es bei den übrigen Sektionen, welche mehr oder weniger heterogene Gruppen in sich vereinigen. Dadurch, daß die einzelnen Verwandtschaftsgruppen weitgehend zur Untersuchung herangezogen werden konnten, war es möglich, einen genaueren Einblick zu gewinnen. Es zeigte sich, daß die von Gscheidle für diese Sektionen aufgestellten Typen durch verschiedene Übergangsformen miteinander verbunden sind, so daß also bei den größeren Sektionen Veronicastrum, Alsinebe, Chamaedrys und Hebe jeweils mehrere Haustorientypen verwirklicht sind. Wieweit diese Typen innerhalb der einzelnen Verwandtschaftsgruppen Gültigkeit haben, kann erst durch weitere, noch umfassendere Untersuchungen geklärt werden. Daß solche Untersuchungen ein wertvolles Hilfsmittel für die systematische Gliederung darstellen, dürfte nach den bisherigen Ausführungen nicht mehr zweifelhaft sein.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1929 bis Frühjahr 1931 im Botanischen Institut der Universität Tübingen ausgeführt. Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie die mannigfachen Förderungen, deren ich mich während ihrer Ausführung erfreuen durfte, spreche ich Herrn Professor Dr. E. Lehmann auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus. Vielen Dank schulde ich auch Herrn Professor Dr. Zimmermann für zahlreiche wertvolle Ratschläge.

Weiterhin sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Professor Dr. K. von Goebel und Herrn Professor Dr. Kupper bestens zu danken für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der mir das Pflanzenmaterial des Münchener und des Schachen-Gartens sowie die Institutsräume zum Einlegen des Materials zur Verfügung gestellt wurden.

Tübingen, Botanisches Institut, Frühjahr 1931.

Literaturverzeichnis.

Bachmann, E., Die Entwicklungsgeschichte und der Bau der Samenschale der Scrophulariaceen. Verhandlungen der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher. 43, 1882, S. 1—180.

Balicka-Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains gamopetales. Flora 86, 1899, S. 47—71.

Billings, F., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 88, 1901, S. 253—318.

Buscalioni, L, Sulla struttura e sullo svilluppo del seme della Veronica hederifolia L. Torino 1893.

Goebel, Organographie der Pflanzen, III, 1923, S. 1762 ff.

Gscheidle, A., Über Haustorienbildung in der Gattung Veronica und ihre systematische Wertung. Flora 1924, S. 144—172.

Härle, A., Die Arten und Formen der Veronica-Sektion Pseudolysimachia Koch auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. Bibliotheca Botanica, H. 104. Schweizerbart, Stuttgart 1932.

Hofmeister, W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, I, 1858.

— Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch., IV, 1859, S. 555—672.

Lehmann, E., Über Merkmalseinheiten in der Veronica-Sektion Alsinebe. Zeitschrift für Bot., 1910, S. 577.

— Geschichte und Geographie der Veronica-Gruppe Megasperma. Verlag Schweizerbart, Stuttgart 1929.

Meunier, A, Le développement séminal dans le genre Veronica. La Cellule, Tome XII, 1897, S. 300—331.

Römpp, H., Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung Veronica. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Dahlem 1928.

Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beih. z. Bot. Zentralbl., 1906, 20, I, S. 175.

Schnarf, K., Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzen-Anatomie v. Linsbauer, 1929.

Tulasne, Études d'embryogénie végétale. Annales des Sciences naturelles, Tome XII, 1849, S. 1—117.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SECHSUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 126. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 320 ABBILDUNGEN IM TEXT

579

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1932

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Inhaltsverzeichnis.

Seite

CARL, H., Morphologische Studien an Chiastocaulon Carl, einer neuen Lebermoosgattung. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 45—60

ERTL, P. OTTMAR (†), Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung der Blattnervatur der Araceen. Mit 123 Abbildungen im Text 115—248

GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 33. Barnadesia. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 294—302

HÜLSBRUCH, WALTER, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Dysophylla und einiger anderer Labiaten. Mit 19 Abbildungen im Text. 329—362

KAULE, ALBERT, Die Cephalodien der Flechten. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . . 1—44

LIEBIG, HANNA, Über die Funktion der Ligula von Isoëtes lacustre L. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 111—114

LLOYD, FRANCIS E., The range of structural and functional variety in the traps of Utricularia and Polypompholyx. With 16 figures in the text . . . . . 303—328

PRINGSHEIM, ERNST G., Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. Mit 21 Abbildungen im Text . . . . . 61—110

TROLL, WILHELM, Über den Bau der blühenden Sprosse von Streptopus Mich. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 363—370

TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen (IV—VII).

IV. Brutkörper bildende Prothallien bei Antrophyum callaefolium Bl. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 371—379

V. Sproßbürtige Blattfiedern bei Stenochlaena palustris (Burm.) Bedd. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 380—392

VI. Über die Blattbildung von Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm. und Stenochlaena aculeata (Bl.) Kze. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 393—407

VII. Über die Heterophyllie von Lindsaya repens (Bory) Bedd. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 408—417

WALLNER, FRANZ, Die Beeinflussung der Gametangienbildung bei den Characeen. Mit 33 Abbildungen im Text. . . . . 249—293

WEISS, GEORG, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung Veronica. Mit 42 Abbildungen im Text . . 418—464

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Hydratur der Pflanze

und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung

(Untersuchungen über den osmotischen Wert)

von

Heinrich Walter
ao. Professor an der Universität Heidelberg

Mit 73 Abbildungen im Text

XII, 174 S. gr. 8° 1931 Rmk 10—, geb. 12.—

Inhalt: Einleitung: (Das Untersuchungsgebiet. Überblick über die Vegetation der Vereinigten Staaten von Nordamerika. Höhenstufen im südlichen und nördlichen Arizona, Wyoming und Colorado.) / **I. Allgemeines.** 1. Der Begriff des Hydratur. 2. Allgemeines über die Hydraturverhältnisse der Pflanzen. / **II. Die Hydraturverhältnisse der poikilohydren Pflanzen.** 1. Die Schimmelpilze. 2. Die Algen. 3. Die Moose. 4. Die poikilohydren Gefäßkryptogamen. 5. Die poikilohydren Blütenpflanzen. / **III. Die Hydraturverhältnisse der höheren (homoiohydren) Pflanzen.** 1. Die Bestimmung des osmotischen Wertes. 2. Die Probenentnahme. 3. Die Tagesschwankungen des osmotischen Wertes. 4. Die Hydratur der Pflanzen als Indikator der Wasserverhältnisse am Standort. 5. Die jahreszeitlichen Schwankungen der Hydratur in verschiedenen Klimagebieten. 6. Die Grenzwerte der Hydratur bei verschiedenen Pflanzenarten. 7. Die Bestimmung des Hydraturminimums und seine Ursachen. 8. Die Dürreresistenz und die Kälteresistenz der Pflanzen. 9. Die Hydratur der Pflanze als begrenzender Verbreitungsfaktor. 10. Die Hydratur der Pflanzen und das Problem der Anpassungen. / **IV.** Tabellen: 1. Relative Dampfspannung — osmotischer Wert. 2. Gefrierpunktserniedrigung — osmotischer Wert. 3. Osmotische Werte von Rohrzuckerlösungen. 4. Osmotische Werte von Kalisalpeterlösungen. 5. Osmotische Werte und relative Dampfspannungen von Kochsalzlösungen. 6. Relative Dampfspannungen und spezifische Gewichte für verschiedene Schwefelsäuremischungen. / Literaturverzeichnis. — Register.

Der Verfasser veröffentlicht hier das Resultat von langjährigen Untersuchungen über den Wasserhaushalt (Hydratur) der Pflanzen und will damit auf die Bedeutung dieses bisher nicht beachteten Faktors im Leben der Pflanze aufmerksam machen.

Die Hydratur ist nur ein Faktor unter vielen; sie spielt wohl fast überall bei den Lebenserscheinungen der Pflanze mit herein, aber doch in sehr verschiedenem Grade. Während sie in der Wüste von ganz ausschlaggebender Bedeutung ist, tritt sie in unserem Gebiete sehr stark zurück. Schon die in verschiedenen Teilen von Europa zum Teil unter extremen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse ließen klar und deutlich die zentrale Stellung des osmotischen Wertes bei allen den Wasserhaushalt der Pflanzen betreffenden Fragen erkennen. Aber erst die während eines ganzen Jahres in den verschiedenen Teilen der Vereinigten Staaten, namentlich aber in der Kakteenwüste von Arizona durchgeführten Untersuchungen haben zur endgültigen Klärung und zur scharfen Herausarbeitung des Hydraturbegriffes beigetragen.

In möglichst knapper Form und ohne lange Tabellen stellt der Verfasser zunächst die allgemeinen Ergebnisse dar, die es erlauben, den Wasserhaushalt der Pflanzen von neuen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Die angeführten Beispiele dürften vorläufig genügen, um die Genauigkeit der Methode zu zeigen und als Unterlage für die entwickelten Ansichten zu dienen. Was für eine Rolle der Hydratur in jedem Einzelfalle zukommt, läßt sich nicht voraussagen, sondern muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Mit 170 Abbild. im Text und 4 farbigen phänolog. Karten. XII, 458 S. gr. 8° 1927 Rmk 22.—, geb. 24.—

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

◆ ZWEITE AUFLAGE ◆

Herausgegeben von

R. Dittler Physiologie
G. Joos Physik
E. Korschelt Zoologie
G. Linck Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns Botanik
K. Schaum Chemie

Zehn Bände

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Das Handwörterbuch der Naturwissenschaften war in seiner ersten Auflage nach dem Urteil der Presse „eine der großartigsten Unternehmungen auf dem Gebiete der Bibliographie, der Ausdruck einer lückenlosen Wiedergabe der heute geltenden naturwissenschaftlichen Tatsachen und Erfahrungen", „eines der glänzendsten, inhaltreichsten und für das wissenschaftliche Leben bedeutungsvollsten Werke der deutschen Gelehrtenwelt".

Das „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" ist bestimmt für den Naturforscher, für den Lehrer, Studierenden, für den Arzt und Apotheker, für den Techniker und Ingenieur, für Laboratorien, Versuchsanstalten, Bibliotheken, Lesehallen, naturwissenschaftliche Vereine und für jeden Gebildeten, der nach wissenschaftlicher Belehrung im Bereich der Naturwissenschaften sucht.

Die Beiträge sind mit den Namen des Verfassers unterzeichnet und mit einer großen Anzahl instruktiver Abbildungen ausgestattet; eine kurze Inhaltsübersicht am Anfang jedes Artikels erleichtert das Auffinden bestimmter Fragen und am Schluß wird die Literatur angegeben, mit deren Hilfe auch ein Eindringen in die Spezialprobleme möglich ist. Im Alphabet eingereiht sind ferner Biographien, die bei aller Kürze doch einen genügenden Überblick über Leben und Wirken bedeutender Forscher geben. Ein sehr ausführliches und gründlich durchgearbeitetes Sachregister wird ausgiebigste Benutzung und müheloses Auffinden sämtlicher Stellen ermöglichen, in denen ein Gegenstand behandelt oder erwähnt wird.

Die Ausgabe der zweiten Auflage erfolgt in Lieferungen und in Bänden. Die Zahl der Lieferungen wird etwa 95 betragen. Der Preis für jede Lieferung im Umfang von etwa je 128 Seiten (= 8 Bogen) ist Rmk 6.—. Die Anzahl der Bände ist wieder auf 10 festgesetzt. Lieferungen und Bände werden nicht einzeln abgegeben.

Bis Aug. 1932 wurde ausgegeben:

Lieferung 1—27 (= Bd. I und Bd. VI vollständig, Bd. II, S. 1—640 und Bd. VII, S. 1—640.)

Band I. **Abbau—Blut.** X, 1078 S. 1931 Rmk 48.—, in Halbleder geb. 56.—

Band VI. **Lacaze-Duthiers—Morison.** VIII, 1134 S. 1932 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Ausführlicher Prospekt mit systematischer Inhaltsübersicht kostenfrei.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Veröffentlichung*

Die unsichtbare Strahlung der Lebewesen

Mitogenetische oder Organismenstrahlung

Von

Dr. Walter Stempell

Professor der Zoologie, vergleich. Anatomie u. vergleich. Physiologie
a. d. Westfäl. Wilhelms-Universität Münster i. W.

Mit 57 Abbildungen im Text

V, 108 S. gr 8° 1932 Rmk 7.50

Inhalt: 1. Einleitung. / 2. Historisches über die Organismenstrahlung. / 3. Die Strahlenquellen (Induktoren) und der Strahlennachweis durch Detektoren: a) Der Gurwitsch-Effekt. b) Die Stoffwechselversuche von Gesenius. c) Der Stempell-Effekt. d) Der Rajewsky-Effekt. e) Die Versuche mit Wasserstoffsuperoxyd. f) Der photographische Nachweis. 4. Entstehungsweise, Art und Wirkungsweise der Organismenstrahlen. / 5. Beziehungen der Organismenstrahlung zu anderen, im Leben der Organismen wirkenden Faktoren. / 7. Zusammenfassung und Ausblick. / Literaturverzeichnis. Autoren und Sachregister.

Die durch das Leuchten vieler Organismen und andere Beobachtungen nahegelegte Idee, daß von den lebenden Wesen als besondere Fernwirkung auch unsichtbare Strahlen ausgehen, ist nicht neu; es sind schon vor mehr als 100 Jahren Versuche unternommen worden, eine solche Strahlung nachzuweisen, Versuche, die allerdings nicht sehr glücklich waren und keineswegs alle die Eigenschaft strenger Wissenschaftlichkeit aufweisen.

Größeres Aufsehen auch in der wissenschaftlichen Welt erregten 1903 die sogen. N-Strahlen, die Prof. Blondlot in Nancy (daher N-Strahlen) entdeckt haben wollte und über die er auch der Pariser Akademie berichtete. Andere Forscher (Schwarz, Exner u. a.) wiesen nach, daß Radiumstrahlen verschiedene tierische Gewebe, auch Blut und Harn phosphoreszieren ließen, und eine gleiche Phosphoreszenz erhielten Werner und Lichtenberg durch Injektion von Cholin in die Haut. In der Literatur finden sich ferner Angaben über Wirkungen der verschiedensten tierischen und pflanzlichen Objekte auf die photographische Platte, die meist als Anzeichen einer Radioaktivität aufgefaßt wurden. Mit größeren Untersuchungsreisen trat zuerst der russische Zellforscher A. Gurwitsch auf, der 1923 über eine merkwürdige Fernwirkung berichtete, die, von der Spitze der wachsenden Zwiebelwurzel ausgehend, in der Teilungszone einer zweiten, senkrecht dazu in kurzer Entfernung aufgestellten Zwiebelwurzel auf der der anderen Wurzel zugewandten Seite derselben eine erhebliche Vermehrung der Kernteilungen hervorrief, und die er, da sie sich auch durch Bergkristall — aber nicht durch Glas — geradlinig fortpflanzte, als „mitgonetische Strahlung" bezeichnete. 1927 begann dann Stempell mit der Veröffentlichung langjähriger, ausgedehnter Versuche, bei denen er von ganz anderen theoretischen Voraussetzungen, nämlich von der Annahme einer in den Oxydations-Reduktions-Prozeß eingeschobenen Strahlung, ausging und doch zu dem gleichen Endresultat kam: daß nämlich von den lebenden Organismen Strahlungen ausgehen.

In den letzten Jahren ist die Lehre von der Organismenstrahlung durch sehr zahlreiche Arbeiten erheblich weiter gefördert worden, und es sind zu den alten russischen, deutschen und französischen Forschungszentren mehrere neue, z. B. in Italien, Nordamerika und Holland, gekommen, die sich eifrig und erfolgreich um die Probleme bemühen. Alle diese neueren Arbeiten bestätigen das Vorhandensein der Strahlung als unwiderlegliche Tatsache. Sie ist durch drei voneinander grundverschiedene Methoden: eine biologische (Gurwitsch-Effekt), eine kolloid-chemische (Stempell-Effekt) und eine physikalische (Rajewsky-Effekt) einwandfrei und übereinstimmend nachgewiesen, so daß an ihrer Realität nicht mehr zu zweifeln ist.

Polarität und Blütenverteilung

Von

Max Hauser

Mit 37 Abbildungen im Text

(„Botanische Abhandlungen". Hrsg. von **Karl Goebel.** Heft 21.)

68 S. gr. 8° 1932 Rmk 5.—

Inhalt: 1. Verteilung der Blüten und Blütenstände am Jahrestrieb von Holzpflanzen. 2. Die Polaritätsverhältnisse innerhalb der endständigen Infloreszenzen von krautigen Pflanzen nach der Zahl der Blüten. 3. Beziehungen bei krautigen Pflanzen zwischen der Längenperiode der Internodien und der Blütenverteilung.

Die Betrachtungsweise dieser Arbeit ist die Feststellung der räumlichen Beziehungen gleichartiger Pflanzenteile zueinander (nach Goebel: longitudinale Symmetrie oder Polarität), und zwar einerseits nach ihrer Lage, andererseits nach Größe, Form oder anderen Eigenschaften. Der Begriff „Polarität" ist hier weiter genommen; es handelt sich nicht bloß um einen Gegensatz von Basis und Spitze, sondern um die ganze Gestaltung auch zwischen diesen beiden Polen. Im Speziellen befaßt sich diese Arbeit mit der Verteilung der Blüten längs der Achse und den Beziehungen, die sich ergeben zur Polarität, wie sie sich in den anderen Teilen der Pflanze ausdrückt.

Die Stoffproduktion der Pflanzen

Von

Dr. P. Boysen Jensen

o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen

Mit 43 Abbildungen im Text

VI, 108 S. gr. 8° 1932 Rmk 4.50

Inhalt: **I. Produktionsfaktoren. / II. Die Analyse der Stoffproduktion. / III. Die Analyse der Stoffproduktion, wenn Wasser und edaphische Faktoren in optimaler Menge vorhanden sind.** a) Die Stoffproduktion der Einzelpflanze. 1. Stoffproduktion der Einzelpflanze mit konstantem Blattareal. 2. Stoffproduktion bei Einzelpflanzen mit veränderlichem Blattareal. b) Analyse der Stoffproduktion in Pflanzenassoziation. 1. Die Assimilationssysteme. 2. Die Bruttoproduktion in Pflanzenassoziation als Funktion der Beleuchtungsstärke. 3. Analyse der Stoffproduktion bei älteren Einzelpflanzen und in Pflanzenassoziationen: Die Stoffproduktion im Walde. Die Stoffproduktion in einem Bestande von einjährigen Pflanzen. Die maximale Ausbeute der Stoffproduktion. / **IV. Der Einfluß des Wassers auf die Stoffproduktion.** 1. Die Bedeutung der Öffnungsweite der Stomata für die CO_2-Assimilation: 2. Die Öffnungsweite der Stomata bei Waldbäumen. / **V. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und edaphischen Faktoren. / VI. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und pathologischen Faktoren.**

Die Arbeit bildet eine zusammenfassende Darstellung einer Reihe von Untersuchungen über Stoffproduktion, die der Verfasser seit 1910 veröffentlicht hat. Die Untersuchungen bilden einen Versuch, den Schwerpunkt der Lehre von der Stoffproduktion der Pflanzen in die CO_2-Assimilation der Blätter zu verlegen.

Der Verfasser hält das von ihm vorgeschlagene Verfahren für praktisch durchführbar. In seinen Untersuchungen über die Stoffproduktion im Walde hat sich gezeigt, daß man in diesem Falle, wo doch die Bestimmungen besonders schwierig sind, praktisch brauchbare Zahlen erhalten kann, und in dieser Weise es möglich ist, einen tieferen Einblick in die Arbeitsweise der Pflanzen und Pflanzenassoziationen zu gewinnen. Das Buch enthält noch verschiedene Versuchsergebnisse, die nicht anderswo veröffentlicht sind, z. B. über den Einfluß des Lichtes auf die Kohlensäureassimilation in Assimilationssystemen und über den Einfluß der Öffnungsweite der Stomata auf die Assimilationsintensität.

Diesem Heft sind 2 Prospekte beigefügt vom **Verlag Gustav Fischer in Jena** (betr. **„Gaßner, Nahrungsmitteluntersuchung"** und **„Neue botanische Veröffentlichungen"**).